ACTA SOCIETATIS BOTANICORUM POLONIAE

Organ Polskiego Towarzystwa Botanicznego
Publication de la Société Botanique de Pologne

Vol. XXIX Nr 1



WARSZAWA 1960

PAŃSTWOWE WYDAWNICTWO NAUKOWE — DZIAŁ CZASOPISM
WARSZAWA, MIODOWA 10

Nakład 958+122	*Oddano do składu 21.XII.59*
Ark. wyd. 13,5, druk. 10,75 + 0,5 wkl.	*Podpisano do druku 23.III.60*
Papier ilustr. III, kl. 80 g 70 × 100/16	*Druk ukończono w kwietniu 1960*
Cena zł 35.—	*Zam. 502/59 C-30*

WARSZAWSKA DRUKARNIA NAUKOWA, W-WA, ŚNIADECKICH 8

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXIX — Nr 1
1960

Odciski roślin z pieców garncarskich ośrodka „Igołomia"

Impressions of plants from hearts of potter kilns from „Igołomia"

W. GIŻBERT

WSTĘP

W latach 1930—1934 oraz 1946—1953 przeprowadzono na terenie gminy Igołomia doniosłe prace archeologiczne, które stwierdziły istnienie tam prastarego, wielkiego centrum produkcji ceramiki tzw. „siwej", toczonej na kole i wytwarzanej na wielką skalę. Prace te prowadzone były z inicjatywy i pod kierunkiem doc. dra T. Reymana. Odkrycie osady garncarskiej, położonej na lewym brzegu Wisły, w załomie II terasy, w bliskim sąsiedztwie wsi Igołomia (23 km na wschód od Krakowa), wychodzi z ram dotychczasowych znalezisk archeologicznych i staje się imprezą o znaczeniu europejskim. Nigdzie bowiem dotąd, poza Nadrenią, o ile mi wiadomo, nie wykryto skupienia tak licznych pieców garncarskich, sięgających głębiej lub płyciej w lessowe podglebie i ujednostajnionych w swojej budowie. Na jednym z najbogatszych stanowisk, jakim jest Igołomia—Zofipole, gdzie 34 piece ciągną się zwartym pasem na stosunkowo niewielkiej przestrzeni, zebrano ogromną ilość wyrobów garncarskich, dających obraz przemysłu wytwórczego, uruchomionego w tych okolicach w okresie wpływów rzymskich.

Poza skupieniami, rozrzuconymi, jak z dotychczasowych badań wynika, na terenie Tropiszowa, Zofipola, Kościelnik — Cła, Nowej Huty — Pleszowa, Nowej Huty — Mogiły, wreszcie samej wsi Igołomia, istnieją niezawodnie i inne ośrodki produkcji i odpowiadające im zaplecza, których zasięg i wielkość nie zostały dotąd uchwycone.

Konstrukcja pieców, w których wypalano toczone na kole naczynia, była już wielokrotnie omawiana, mogę zatem powołać się na opisy podane w pierwszym rzędzie w pracach T. Reymana oraz w pracach St. Buratyńskiego i A. Żakiego. W bezpośrednim związku z zagadnieniami, które są przedmiotem tego artykułu, pozostaje jedynie sposób samego wyprawienia wewnętrznej komory wypałowej, palenisk i rusztu,

na którym ustawiano naczynia. Do tego wylepiania używano siwego iłu, którego ogromne pokłady stwierdzono w bezpośrednim sąsiedztwie pieców. Ił ten daje się łatwo modelować, ale równocześnie tego rodzaju wyprawa musiała być zabezpieczona konstrukcją drewnianą — której ślady stwierdzono wielokrotnie — żeby nie zdeformowała się przed wysuszeniem pieca.

Do podtrzymania i umocnienia świeżej polepy, przy budowie pieców używano konstrukcji drewnianych w postaci szerszych lub węższych dranic i gałęzi różnych drzew z liśćmi lub bez liści, niekiedy także źdźbeł słomy i traw. Użytkowany do wyprawy ścian materiał roślinny pozostawił na nich swoje odbicia, które stwardniały i utrwaliły się pod działaniem ognia przy wypalaniu. Tak powstałe odciski dranic, gałęzi, liści i innych części roślinnych są w przeważnej ilości znakomicie zachowane, dzięki wyjątkowej w tym wypadku plastyczności iłu i posiadają charakterystyczne dla danego gatunku kształty oraz szczegóły budowy, jak np. ząbkowanie brzegów blaszek liściowych i unerwienie, które jedynie w przypadkach bardzo wysokiej temperatury, przy zalaniu tworzącą się glazurą, ulegało zatarciu.

W ogromnej ilości materiału, zebranego z polepy szeregu pieców, uderza przede wszystkim bogactwo odcisków gałęzi i liści wierzb i widoczna wielopostaciowość form, znamienna dla przedstawicieli rodziny *Salicaceae*.

W kilku najwcześniej odkrytych piecach, na całym wylepie odbiły się w różnych kierunkach leżące warstwy gałązek wierzby z liśćmi, które kładzione były na poziomo ułożonych dranicach lub na patykach pod rusztem. Te gałęzie wierzby były materiałem łatwo dostępnym, który był „pod ręką“, gdyż zespoły wierzbowo-topolowe porastały naówczas pobrzeża Wisły prawdopodobnie w znacznie większej ilości niż obecnie. Występowanie wierzb na ziemi sięga, jak wiadomo, prastarych czasów, o czym świadczą odbicia liści pochodzące z okresu kredowego. Odciski liści tej rośliny (mianowicie z gatunku *Salix caprea* i *Salix repens,* o naturze więcej odpornej na zmiany klimatu) znaleziono w budowlach palowych na terenie środkowej Europy.

Wierzba, należąca do grupy najstarszych roślin okrytozalążkowych, była reprezentowana w Polsce przez wiele gatunków, z których najpospolitsze formy jak *Salix fragilis, Salix alba* i częściej jeszcze mieszańce tych gatunków były i są obecnie bardzo rozpowszechnione. Mieszańce międzygatunkowe, które przy pośrednictwie owadów mogą dalej krzyżować się z wyjściowymi formami rodzicielskimi oraz z innymi gatunkami, występują często w naturze. W okolicach Krakowa, jak to zaznacza P a w ł o w s k i, całkiem czyste formy *Salix fragilis* i *Salix alba* są rzadsze niż ich mieszańce. H e g i (Bd. III, cz. I) również podaje o częstym występowaniu

mieszańców, przy możliwości różnych kombinacji form rodzicielskich, co w rezultacie daje wielkie bogactwo typów pośrednich, trudnych nieraz do wyróżnienia.

Analiza nagromadzonych dotychczas materiałów roślinnych z Igołomi — Zofipola wykazała zdecydowaną przewagę odcisków roślin drzewiastych, a więc przede wszystkim wierzb z niewielką ilością dębów, były to bowiem rośliny celowo w konstrukcji pieców użytkowane; poza tymi odciskami, występują w materiale igołomskim także odbicia pędów i ziarn zbożowych, prawdopodobnie uprawianych, które stanowią grupę przypadkowo zamieszanych i utrwalonych na ile fragmentów, nieobojętnych zresztą, jeśli chodzi o przyczynek do obrazu ówczesnej gospodarki w tej okolicy kraju.

METODA PRACY

Do rozpoznawania odcisków roślinnych na materiałach wykopaliskowych można wykorzystać jedynie metody biometryczne.

O ile odcisk jest dobrze zachowany, oznaczenie rodzaju da się przeprowadzić z łatwością, znacznie trudniejsze jest oczywiście rozpoznanie przynależności gatunkowej. W przypadku odcisków roślinnych — taksonomika archeologiczna może się opierać wyłącznie na kształtach — szereg cech, które są użytkowane przy oznaczaniu roślin żywych czy zielnikowych, jak np. uwłosienie pędów, obecność gruczołków, zabarwienie liści i kwiatów, ponadto drobne, ale niejednokrotnie doniosłe dla oznaczenia cechy, jak połysk liści, naloty woskowe na blaszkach liściowych itp. odpadają przy opracowywaniu odcisków. Opierać się zatem można wyłącznie na konturach kształtu, na rysunku nerwów, charakterze uzębienia brzegów liści i z tych stojących do dyspozycji cech odtwarzać istotny wygląd rośliny.

Z przyczyny tego ograniczenia w cechach możliwych do wykorzystania przy taksonomii odcisków, oznaczenie nie może zazwyczaj posiadać takiego stopnia pewności, jaki osiąga paleobotanika przy analizie szczątków roślinnych, wydobytych z pokładów poszczególnych warstw kulturowych. Wymienione resztki, o ile przedstawiają mniej czy więcej zwęglone nasiona, czy inne części roślinne, poznajemy przy pomocy silnych powiększeń, porównując ich budowę i cechy morfologiczne z analogicznymi organami tych samych rodzajów i gatunków roślinnych obecnie żyjących, czyli jak to krótko można określić, z okazami wzorcowymi.

Węgielki drzewne oznaczamy na podstawie budowy anatomicznej przekrojów przy zastosowaniu techniki mikroskopowej. Jasne więc jest, że przy analizie wyżej wymienionych szczątków roślinnych rozporządzamy większą

ilością sprawdzianów dla skontrolowania wyników oznaczeń aniżeli w przypadku odcisków. Ale i te ostatnie możemy porównywać z okazami tych samych rodzajów roślinnych, zebranymi w naturze, ewentualnie z materiałami zielnikowymi, przy czym niejednokrotnie bardzo pomocne są odbicia odnośnych pędów czy nasion na plastelinie.

Przy opracowaniu ogromnej ilości materiału z Igołomi — Zofipola można było nabyć doświadczenia w technice oczyszczania odłamów przed badaniem. Przygotowanie odcisku do analizy, bez względu na to co on przedstawia, jest zabiegiem bardzo precyzyjnym, mającym odsłonić zachowane w odbiciu szczegóły, które umożliwiają właściwe oznaczenie. Do usuwania nagromadzonego najczęściej osadu gliny i pyłu, który pokrywa powierzchnię okazu, nadają się jedynie miękkie pędzle i mieszki do wydmuchiwania zanieczyszczeń. Przemywanie prądem wody jest przy odciskach na glinie czy ile zupełnie wykluczone i może być zastosowane jedynie do okazów pokrytych powłoką glazury, a więc bardzo twardych, które można zmywać wodą bez obawy uszkodzenia rysunku. Oglądanie odłamów zawierających odciski roślin (negatywy czy pozytywy) najlepiej przeprowadzać w świetle rozproszonym przy użyciu silnie powiększających lup i binokularu. Przy tym pożądane jest kilkakrotne powtarzanie obserwacji tego samego obiektu dla kontroli ogółu cech, na podstawie których oznaczono przynależność rodzajową ewentualnie i gatunkową odbitej rośliny.

WYNIKI ANALIZY

Pierwsza partia przebadanych odłamów kopalnych pochodzi z polepy kilkunastu pieców osady Igołomia — Zofipole, przy czym trzeba zaznaczyć, że poszczególne piece zachowały się w różnym stopniu, a więc różniły się też bardzo pod względem wyposażenia w materiał odciskowy. Z dotychczasowego przeglądu wynika, że największe bogactwo liści i nasion zawierały piece nr 29 i 30, bardzo dobrze zachowane, z których wydobyto ogromne ilości polepy, co nie wyklucza, że w dalszej serii odkryć i badań mogą ujawnić się równie wielkie nagromadzenia tych utrwalonych śladów roślinnych, uzupełniające obraz dawnej roślinności w okolicy Krakowa.

W katalogu obejmującym pierwszą serię odłamów w ilości 225 sztuk, są one wymienione według kolejności opracowywania, bez względu na wartość morfologiczną, jaką przedstawiają. Niekiedy ta wartość materiału bardzo się zmniejsza z powodu zglazurowania powierzchni odłamów pod wpływem silnego gorąca (przy wypalaniu) i w tych wypadkach kontury odbitych roślin są zatarte i w najlepszym razie można oznaczyć jedynie rodzaj (bez sprecyzowania gatunkowego). Pomimo mniejszej przydatności

botanicznej okazy te nie zostały odrzucone, mogą bowiem posiadać jakieś znaczenie archeologiczne.

Przy sporządzaniu inwentarza pierwszej serii, obejmującej 225 odłamów odciskowych, wyróżniłam w przebadanym materiale 3 zasadnicze grupy, mianowicie: 1. Odciski roślin drzewiastych; 2. odciski pędów roślin zielnych, 3. odciski ziarn ewentualnie części kwiatostanów (kłoski itp.), 4. ponadto czwartą dodatkową grupę stanowiącą odciski prętów (mniejszych lub większych gałęzi drzew) oraz odbicia, których z powodu bardzo drobnych fragmentów albo z powodu zupełnego zglazurowania powierzchni nie mogłam oznaczyć.

I. Odciski roślin drzewiastych

Większość odcisków w przebadanym materiale przedstawiały — jak już wspominałam — wierzby. Najczęściej spotykaną w Igołomi formą były liście o przeciętnej szerokości 2 cm, wydłużone, spiczaste u szczytu, o wyraźnym unerwieniu i ząbkowaniu brzegów, które — na zasadzie tych cech — przy porównaniu z liśćmi zebranymi z rosnących nad Wisłą wierzb, jak również z okazami zielnikowymi PAN, oznaczyłam jako *Salix fragilis* L. Ten gatunek widoczny jest w mniejszych lub większych fragmentach na 96 okazach polepy (ryc. 1, 2). Również dosyć licznie reprezentowany jest inny typ liści. Te mianowicie są mniejszych rozmiarów (węższe i krótsze), lancetowate, o drobnych ząbkach na brzegach i delikatnie zaznaczonym unerwieniu. Ich szerokość nie przekracza nigdy 1 cm. Liście te kształtem są najbardziej zbliżone do *Salix alba* L., ewentualnie w niektórych przypadkach można by je uważać za mieszańce między *Salix alba* a *Salix fragilis*. Formy te, prawdopodobnie mieszańcowej natury, spotyka się na wielu odciskach; występują one jednocześnie z liśćmi *Salix fragilis* lub oddzielnie i często ułożone są w zbite warstwy. Ten typ liści stwierdzono na 31 odłamach polepy.

Z grupy wierzb krzewinkowych jeden duży fragment *Salix caprea* L. przedstawiony jest na ryc. 4 wraz z kilkoma odciskami wąskich, wydłużonych liści, o gładkich brzegach, które najbardziej odpowiadają formie liści *Salix viminalis* L.

Znacznie rzadziej niż wierzby występują na odłamach polepy z Igołomi odbicia liści dębu, z czego wnosić można, że drzewo to, pospolite w dolinach rzek i strumieni, było raczej w inny sposób użytkowane. Materiał dębowy wykorzystywano przede wszystkim na opał, czego dowodem są analizy węgielków, wydobytych z pieców garncarskich na terenie omawianej osady. Lepiej lub gorzej zachowane odbicia liści dębu stwierdzono na 15 okazach polepy. Z ułamków blaszek liściowych, najczęściej zdefor-

mowanych przez wtłoczenie w ilastą masę, o niewidocznych ogonkach liściowych, o zatartych konturach, trudno zidentyfikować gatunek.

W nielicznych okazach, w których cechy morfologiczne były widoczne, rozpoznano pospolitą formę *Quercus robur* L. Wymienione fragmenty liści dębu przedstawione są na rycinach 5 i 6.

II. Odciski roślin zielonych

Odciski roślin zielnych ograniczają się do niewielu okazów z odbiciami fragmentów liści prosa i innych traw, trudnych do oznaczenia, oraz do odbicia liścia łopianu (*Lappa maior*) wymodelowanego obok odcisków liści wierzbowych. Jest prawdopodobne, że roślina ta została przypadkowo zaciągnięta z zarośli nadwiślańskich i wraz z gałęziami drzew użyta do wzmocnienia konstrukcji rusztu pieca.

III. Odciski ziarn i kłosków

Bardzo licznie reprezentowane odciski kłosków i ziarn prosa z gatunku *Panicum miliaceum* L. są jeszcze jednym dowodem, że roślina ta znana była naszym przodkom od pradawnych czasów i może w pierwszych wiekach naszej ery stanowiła ciągle główną podstawę wyżywienia ludności.

Na niektórych odłamach znajdujemy tak wierne odbicia całych rozgałęzień wiechy prosa z kłoskami, że rozpoznanie tej rośliny nie wymaga użycia szkieł powiększających (ryc. 7). Odbicia kłosków prosa i ziarn spotykamy na 50 odłamach. Poza odciskami znaleziono również w jednym piecu osady Igołomia — Zofipole zwęglone kłoski i ziarna prosa, zbite w małe bryłki. Były to typowe resztki prosa wiechowatego. To ostatnie znalezisko, zgodnie z datowaniem archeologicznym skupiska, pochodzi z okresu neolitu.

Na niektórych odłamach występują także ślady mniejszych nasion o pokroju zbliżonym do *Setaria italica*, które może istotnie przedstawiają proso kolbowe.

Poza prosem znajdujemy w materiale igołomskim także odciski innych roślin zbożowych, które wskazują, że w pierwszych wiekach naszej ery wykorzystywano żyzne gleby nadwiślańskie pod uprawy rolnicze. Dziesięć okazów polepy zawiera odciski ziarn jęczmienia wielorzędowego (*Hordeum vulgare* L.) świadczące o tym, że ówczesne warunki naturalne klimatyczne i glebowe nie były gorsze niż obecne, skoro umożliwiały uprawę tego bądź co bądź wybrednego zboża. Na jednym z odłamów widoczne jest całe piętro kłosa zbożowego.



Ryc. 1. Liście wierzby *(Salix fragilis)*, odcisk, eksp. 104/4 p. 28



Ryc. 2. Ząbkowanie brzegu liścia wierzby kruchej *(Salix fragilis)*



Ryc. 3. Liście wierzby nawarstwione wokoło otworu palowego. Eksp. 105, piec 28



Ryc. 4. Liść wierzby (*Salix caprea* L.), eksp. 136/9



Ryc. 5. Liść dębu *(Quercus robur* L.), eksp. 130/9, piec 29



Ryc. 6. Fragmenty liści dębu. Eksp. 119/8, piec 29



Ryc. 7. Wiecha prosa z kłoskami (*Panicum miliaceum* L.). Odcisk



Ryc. 8. Liść trawy oraz ziarno owsa (*Avena* sp.). Odcisk eksp. 1016

Rozpoznany na jednym okazie odcisk ziarna owsa, bez możliwości oznaczenia gatunku, musi być przyjmowany z rezerwą, nie upoważniającą do wyciągania dalszych wniosków (ryc. 8).

Rośliny strączkowe reprezentowane są przez parę odcisków drobnego grochu *(Pisum sativum* var. *microspermum* Pax), którego znajomość, jak wiadomo, bardzo wcześnie się rozpowszechniła. Pokaźne ilości tego groszku podaje K. Moldenhawer w znaleziskach z Kamienicy nad Wisłą. Poza tą miejscowością wykryto go także w Biskupinie i Gieczu. Obecność odcisków wyki, której jedno zwęglone ziarno wydobyte z odłamu umożliwiło sprawdzenie trafnego rozpoznania reszty wtłoczonych śladów, nasuwa przypuszczenie, że roślina ta była zamieszana w inne zasiewy jako chwast.

IV. Odciski prętów

Do tej nielicznej zresztą grupy, obejmującej 12 numerów inwentarza należą odbicia prętów i gałęzi wierzbowych oraz około 30 okazów z rysunkiem zatartym lub zniekształconym z powodu zglazurowania powierzchni.

Panu drowi St. Buratyńskiemu najserdeczniej dziękuję za objaśnienia odnoszące się do archeologii stanowiska „Igołomia".

Muzeum Archeologiczne
w Krakowie

(Wpłynęło dn. 21.4.1959 r.)

SUMMARY

The paper is concerned with examinations of plant impressions on fragments of baked plaster from hearths of potter kilns collected from the archeological site Igołomia, 23 km. distant from Cracow. It was dated. as usual, for pottery, at the Roman period.

In similar previous researches identification of species was based on analyses of morphological traits and the results controlled by making plasticine casts from the prints.

It is significant the great predominance of *Salicaceae* — leaves and branches. especially of *Salix fragilis* L. and also *Salix alba* L., with a small quantity of oaks, which indicates that the plants were used purposely in the construction of stoves.

Rarely occur in the material from Igołomia impressions of cereals and peas which are certainly accidentally admixed and preserved in potter's clay.

LITERATURA

Buratyński St., 1948, Wyniki prac wykopaliskowych z 1947 na terenie gminy Igołomia, pow. Miechów, Spraw. PAU, 49 (3).

Buratyński St., 1948, Wyniki badań wykop. na terenie gminy Igołomia w latach 1948—49, Spraw. PAU, 50 (10).

Hegi, Illustr. Flora. Bd. III, cz. I.

Moldenhawer K., 1951, Spraw. Kier. Badań nad początkami Państwa Polskiego.

Reyman T., 1931, Sprawozdanie z badań wykop. w Tropiszowie, w pow. miechowskim, Spraw. PAU, 36 (2), 30.

Żaki A., 1949, „Igołomia". Uwagi o małopolskim ośrodku ceramiki siwej. Archeologia III, Wrocław 1952.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXIX — Nr 1
1960

Badania nad fotoperiodyzmem pachnotki (*Perilla ocimoides* L.)

II. Zmiany morfologiczne roślin pod wpływem przedłużania nocy

Studies on photoperiodism in Perilla ocimoides L.
Part II. Morphological response of plants to prolonged night

T. KRZYWACKA i T. RYLSKA

Warunki środowiska mają wielki wpływ na wzrost i rozwój roślin. Wiemy dobrze, że zależnie od warunków glebowych, temperatury, oświetlenia ta sama roślina będzie mała lub duża, zakwitnie skąpo albo obficie, wcześniej albo później. Wykorzystujemy to w praktyce rolniczej stwarzając sztucznie warunki dla jak najlepszego rozwoju rośliny. Cechy morfologiczne rośliny dużo trudniej ulegają modyfikacjom, co tłumaczymy tym, że zmiana kształtu ma charakter jakościowy w odróżnieniu od ilościowego charakteru zmian wzrostowych lub rozwojowych. Szaferowa (1955) słusznie podkreśla małą znajomość czynników morfogenetycznych oraz fakt, że niewiele posunęliśmy się naprzód od znamiennego powiedzenia Göebla (1908), że „nie ilość, ale jakość materii wpływa na kształt". „Morfogeny" — czynniki kształtotwórcze nie zostały dotąd wyizolowane i pozostają nadal w sferze hipotezy. Nowe światło na kwestię morfogenezy mogą rzucić badania fizjologiczne, czego dowodem są ciekawe prace Zurzyckiej (1956) nad fotomorfozą grzybów.

Z organów roślinnych największą różnorodność, jeśli chodzi o budowę zewnętrzną, wykazują liście. Kształt i budowa liści należą do cech dziedzicznych, charakterystycznych dla gatunku. Liście jednej rośliny często jednak znacznie się różnią między sobą, zależnie od jej wieku fizjologicznego i położenia liścia na pędzie (Krenke 1957). Niewiele znamy czynników zewnętrznych, które by zasadniczo zmieniały kształt liści. Jednym z nich jest środowisko: woda lub powietrze. Liście wodne i powietrzne strzałki wodnej *(Sagittaria sagittifolia)* są zupełnie różne: pierwsze — długie wstęgowate, drugie — trójkątne strzałkowate. Ashby (1946) wykazał, że światło, temperatura i zawartość CO_2 są w tym wypadku czynni-

kami decydującymi. Sagittaria przy silnym oświetleniu i niskiej temperaturze wykształcała w wodzie liście strzałkowate, a liście wstęgowate w powietrzu pozbawionym CO_2 i nasyconym wilgocią.

Åberg (1943) badał wpływ intensywności światła i stwierdził, że rośliny etiolowane mają słabszy układ korzeniowy (korzenie krótsze i grubsze) oraz dłuższe łodygi niż rośliny normalne. U niektórych dwuliściennych etiolacji towarzyszy częściowa zmiana układu wiązek przeprowadzających w blaszce liściowej z typu pierzastego na równoległy. Poza tym blaszka liściowa inaczej się wykształca: jest cieńsza i dłuższa niż normalnie. Sachs i inni (cyt. za Åbergiem 1943) zanotowali również zmiany w budowie liścia (wypukłości na górnej stronie liścia oraz wygięte brzegi blaszki) przy hodowli roślin w ciemności. Po przeniesieniu roślin na światło blaszki się wyrównują i wzrasta ich grubość.

Vöchting i Curtel (cyt. za Åbergiem 1943) stosując słabe oświetlenie zaobserwowali zmiany morfologiczne i anatomiczne w budowie kwiatu. Stolwijk (1954) przypisuje wielki wpływ na morfogenezę pędu foto-stymulatywnemu działaniu światła. Jak widzimy, intensywność światła ma niewątpliwy wpływ na kształtowanie się roślin, ale czynnikiem działającym jeszcze silniej okazała się długość dnia.

Wydaje się, że spośród wszystkich badanych czynników, wpływających na morfogenezę, na pierwszym miejscu stoi periodycznie w rytmie dobowym się powtarzająca długość okresów świetlnego i ciemnego. Już Garner i Allard (1923) — odkrywcy fotoperiodyzmu — zwrócili uwagę na zmianę pokroju roślin, które uległy indukcji fotoperiodycznej. Rośliny hodowane na krótkim dniu przybierają według nich wygląd kserofitów (skrócone pędy, grube blaszki liściowe).

Moszkow (1936) obserwował, że siewki grochodrzewu *(Robinia pseudoacacia)* nie wytwarzają na krótkim dniu kolców. Zmiany kształtu liści sezamu *(Sesamum indicum)* pod wpływem długiego dnia opisuje Sen Gupta (1947), u konopi *(Cannabis* L.) Botwinowski (cyt. za Lejsle 1950) i Matusiewicz (1951), u *Kalanchoë blossfeldiana* Witsch i Flügel (1952).

Lejsle (1950) poświęcił więcej uwagi zmianom morfologicznym występującym u pachnotki *(Perilla ocimoides)* przy indukcji fotoperiodycznej. Stosował on młodym roślinom (3 węzły) 9-godzinny dzień w przeciągu od 3 do 36 dni (12 grup). U roślin, które miały od 5—13 przedłużonych nocy wystąpiły silne zmiany kształtu liści i pokroju całej rośliny. W grupach, w których stosowano od 15—30 krótkich dni, nie zaobserwował autor żadnych zmian morfologicznych. Natomiast u roślin, które otrzymały 30 i więcej dni krótkich. wystąpiły zmiany innego typu: zwiększenie rozmiarów kwiatów.

Na zmiany morfologiczne roślin pachnotki pod wpływem skracania dnia zwrócono uwagę w Laboratorium Fizjologii Rozwoju Roślin I.H.A.R. w roku 1952 w trakcie pierwszych doświadczeń nad fotoperiodyzmem (Rylska i Wisłocka 1956). Wtedy to spostrzeżono, że najsilniejsze zmiany morfologiczne liści nie idą w parze z największym przyspieszeniem rozwoju rośliny i zahamowaniem jej wzrostu. W związku z tym, przy projektowaniu doświadczeń w latach następnych wprowadzono specjalne warianty, mające na celu bliższe poznanie czynników morfogenezy. Chcieliśmy zaobserwować przede wszystkim, jakie typy zmian morfologicznych występują u pachnotki oraz czy i o ile zmiany różnych typów są uzależnione od okresu stosowania bodźca fotoperiodycznego i od siły tego bodźca. Należało wyjaśnić, czy zmiany morfologiczne powstają stopniowo, czy też skokowo, oraz ustalić zależność między różnorodnością i stopniem modyfikacji kształtów a stadium rozwoju rośliny w chwili rozpoczynania indukcji.

METODYKA

Nasiona pachotki oleistej (*Perilla ocimoides* L. fam. *Liabiatae*) otrzymano z Puław w r. 1951. Doświadczenia przeprowadzano w warunkach polowych. Pole było każdorazowo wynawożone i uprawione. Poletka miały rozmiary 150 cm × 50 cm. Nasiona wysiewano w jednym rzędzie co 25 cm, po 5 w punkcie. Po wschodach rośliny przerywano, pozostawiając po jednej. Przy przerywaniu kładziono nacisk na to, żeby rośliny pozostawione do doświadczenia były jednakowo zaawansowane w rozwoju. Liczba powtórzeń (bloków) wynosiła od trzech do sześciu, zależnie od roku. Kombinacje rozmieszczano w blokach drogą losowania. Noc przedłużano roślinom (indukcja fotoperiodyczna) przykrywając całe poletko od godzin popołudniowych do rana szczelną, trójkątną budką z dykty o wymiarach: długość — 80 cm, szerokość — 40 cm, wysokość — 30 cm. Obok każdego poletka przykrywanego znajdowało się zawsze poletko kontrolne.

Przed rozpoczęciem i po zakończeniu indukcji rośliny doświadczalne przebywały na dniu naturalnym, tak samo jak rośliny kontrolne. Średnia długość dnia naturalnego (od wschodu do zachodu słońca) w poszczególnych miesiącach wynosiła: maj — 15 godz. 47 min., czerwiec — 16 godz. 43 min., lipiec — 16 godz. 14 min., sierpień — 14 godz. 37 min., wrzesień — 12 godz. 34 min. Do tych cyfr należałoby dodawać poprawkę na czas świtu i zmroku (efekt fotoperiodyczny nie wymaga silnego światła), ale ze względu na nieuniknioną w tym wypadku dowolność oceny długości dnia będziemy się opierać na dniu słonecznym.

Obserwacje morfologiczne — opisy pokroju rośliny oraz kształtu liści robiono co 2 tygodnie przez cały okres wegetacji, zaś analizę kształtu liści przeprowadzano jeden raz, gdy wszystkie liście były już wykształcone. Wtedy również fotografowano całe rośliny, wierzchołki pędów oraz zestaw charakterystycznych liści. W ostatnim roku doświadczeń (1957) robiono dodatkowo narysy (diagramy) całych roślin w chwili rozpoczynania indukcji oraz w okresie kwitnienia (zaznaczając na nich wszystkie rozgałęzienia, liście i kwiaty), specjalnie oznaczając liście częściowo i całkowicie zmienione. Do narysów brano po trzy rośliny z każdej kombinacji. Prócz tego w 1957 r., przeprowadzono specjalne badania rozwoju pędów bocznych. Obesrwowano przebieg rozwoju wegetatywnego i generatywnego roślin indukowanych i kontrolnych, aby móc powiązać efekty morfogenetyczne indukcji fotoperiodycznej z jej następstwami rozwojowymi. Pomiary wysokości roślin, liczby węzłów i rozgałęzień były robione co 2 tygodnie. Oznaczano też termin kwitnienia każdej kombinacji, notując codziennie lub co drugi dzień (zależnie od roku) liczbę roślin już kwitnących.

OPIS DOŚWIADCZEŃ

Ponieważ tematem pracy są zmiany morfologiczne, uważamy za wskazane podanie szczegółowego opisu morfologicznego normalnej rośliny pachnotki rozwijającej się na dniu naturalnym (długim). W skrócie będziemy ją nazywali rośliną kontrolną.

Pachnotka jest rośliną zielną, jednoroczną, ma pokrój krzaka, posiada czterobocznie symetryczny pęd monopodialny o wysokości 80—100 cm, z kilkunastu dobrze rozwiniętymi pędami bocznymi — rozgałęzieniami (ryc. 1a).

Rozgałęzienia wyrastają z pachwin liścieni i kilku (do dziewięciu) pierwszych par liści. Łodyga jest czworograniasta i owłosiona. Liście naprzeciwległe, ogonkowe, owłosione. Blaszki całkowite, symetryczne, o kształcie jajowatym, nasada klinowata, szczyt zaostrzony, unerwienie pierzaste (ryc. 1b). Długość blaszki dochodzi do 10 cm, całego liścia do 20 cm. Brzeg blaszki liściowej piłkowany. Ogonek liściowy rynienkowaty. Kwiatostany typu czterobocznego grona formują się w pachwinach górnych liści oraz na szczycie pędu głównego i pędów bocznych (ryc. 1c). Kwiaty naprzeciwległe, na krótkich szypułkach, z przysadkami lancetowatymi, mało co wystającymi spod kwiatu. Okwiat czterokrotny, płatki korony białe, średnica kwiatu około 0,5 cm, owoc rozłupka z czterema orzeszkami.

1952 rok

W pierwszym roku doświadczeń nad fotoperiodyzmem nie mieliśmy w planie obserwacji morfologii rośliny; potrzeba ich nasunęła się w trakcie wegetacji, gdy wystąpiły rzucające się w oczy różnice (w pokroju roślin i w budowie liści) między roślinami indukowanymi i kontrolnymi. Założeniem doświadczeń tego roku było zbadanie wpływu różnej długości skróconych fotoperiodów oraz różnej ich liczby na wzrost i rozwój pachnotki.



fot. B. Siemaszko

Ryc. 1. Pachnotka (*Perilla ocimoides* L.) Normalnie rozwinięta roślina „kontrolna" rosnąca przez cały okres wegetacji na dniu długim — naturalnym. *a* — zdjęcie w okresie kwitnienia; *b* — wierzchołek młodej rośliny kontrolnej, widziany z góry; *c* — kwiatostan rośliny kontrolnej

Perilla ocimoides L. Control plant normally developed, grown during the whole vegetation period in natural long day. *a* — photographed at anthesis; *b* — apex of the young control plant (top view); *c* — inflorescence of the control plant

Wysiano rośliny 12 maja, wschody nastąpiły 29 maja. W pierwszym doświadczeniu przedłużano roślinom noc do 12, 14 lub 16 godzin (skrócenie



fot. B. Siemaszko

Ryc. 2. Z lewej — roślina kontrolna, z prawej — roślina indukowana przez 20 dni od wschodów (kombinacja I — 1953 r.) Zdjęcie w okresie pierwszego kwitnienia rośliny doświadczalnej

Control plant (left); plant induced during 20 days from the germination day — combination 1, 1953 (right)

dnia do 12, 10, 8 godzin) przez 30 dni począwszy od wschodów. W drugim doświadczeniu rośliny otrzymały zaraz po wschodach noc przedłużoną do 14 godzin przez 10, 20, 30, 40 dni. W trzecim doświadczeniu przedłużano noc do 16 godzin przez 10 dni począwszy od 44 dnia po wschodach. Indukcja fotoperiodyczna okazała się mniej lub więcej skuteczna we wszystkich wymienionych wypadkach (R y l s k a i W i s ł o c k a 1956). Rośliny odpowiedziały nie tylko przyspieszeniem kwitnienia, ale także różnorodnymi modyfikacjami kształtów. Silne skrócenie okresu wegetacji wystąpiło u roślin, które otrzymały od wschodów 20 i więcej albo 44 dni po wschodach 10 przedłużonych nocy.

Zaobserwowano dwa typy zmian morfologicznych zależnie od terminu i okresu indukcji. Pierwszy typ zmian wystąpił w wypadku 10-, 20-,

30-dniowej indukcji przedłużoną do 14 godzin nocą, a także przy 30-dniowej indukcji 16- i 12-godzinną nocą. W pierwszym i w drugim przypadku rozpoczynano indukcję zaraz po wschodach. Zmieniony był tutaj pokrój całej rośliny — były one mniejsze i słabiej rozgałęzione. Ogonki liściowe były szersze, spłaszczone i skrócone; zdarzały się nawet liście siedzące, bez wyraźnego ogonka. Blaszki liściowe przybrały różne kształty. Jedne z nich miały skróconą oś podłużną, zmieniając kształt na szeroko jajowaty, a unerwienie z pierzastego na palczaste, czasem pozornie równoległe. Brzeg blaszki liściowej był słabo ząbkowany, czasem prawie gładki. Inne liście były eliptyczne, łopatkowate, lancetowate, miały oś główną wydłużoną w stosunku do liści normalnych. W unerwieniu tych liści występuje duża rozmaitość, od pierzastego poprzez dłoniaste do prawie równoległego (ostatnie u najwęższych form liścia). Ząbkowanie często zupełnie zanika, tak że większość liści tego typu jest całobrzega. Liście roślin indukowanych są również mniej owłosione niż liście roślin kontrolnych. Indukcja fotoperiodyczna równolegle do zmian pokroju rośliny powoduje szereg głębokich przemian rozwojowych. Stwierdzono je przede wszystkim w budowie wewnętrznej ogonka i blaszki liściowej (liczba i kształt wiązek, rozmieszczenie tkanki wzmacniającej itd.). Nie będziemy tu bliżej o nich mówić, gdyż jest to temat oddzielnej pracy (jeszcze nie publikowanej).

Znacznie także odbiegało od normy kwitnienie roślin indukowanych (zwłaszcza 20 i 30 przedłużonymi nocami). Rośliny kwitły bardzo długo, przy tym można było wyróżnić dwa odrębne typy kwitnienia. Typ pierwszy wystąpił na kilka tygodni przed kwitnieniem roślin kontrolnych. Drugie kwitnienie było synchroniczne w czasie i podobne morfologicznie (ale nie identyczne) do kwitnienia roślin kontrolnych. Ze względu na łatwość scharakteryzowania i odróżnienia obu typów moglibyśmy je traktować jako dwa różne kwitnienia tej samej rośliny.

Pierwsze kwitnienie charakteryzuje się tym, że jedynie w kątach liści (nie na szczycie pędu) wytwarzają się po jednym, dwa, trzy pojedyncze kwiatki. Pączek główny pozostaje nadal wegetatywny. W tym samym czasie u roślin kontrolnych w kątach liści wyrastają boczne pędy. U omawianych roślin indukowanych występuje okresowe zahamowanie wzrostu. Liście wyrastające w tym okresie są zbliżone kształtem do przysadek kwiatowych. Po kilkunastu dniach wierzchołek zaczyna znowu intensywnie rosnąć, nowe liście przybierają różnorodne kształty i przewyższają rozmiarami przysadki. Blaszki tych liści są często niesymetrycznie powyginane. Kwitnąca skąpo pachnotka rośnie nadal, a w końcu równocześnie z roślinami kontrolnymi wytwarza kwiatostany na końcach pędów. Są to jednak nie zbite grona jak u roślin nie indukowanych, lecz luźne kwiatostany o wydłużonych międzywęźlach, czasem przypominające wiechę.

Przysadki kwiatowe są tu znacznie większe od normalnych, tak że robią wrażenie liści. Są one często niesymetrycznie powyginane.

U roślin, które otrzymały 40 długich nocy zaraz po wschodach lub 10 długich nocy 44 dni później wystąpiły odchylenia, które określamy jako drugi typ zmian morfologicznych. Rośliny te bardzo wcześnie zakwitają i przestają rosnąć. Dały one formy bardzo niskie, nierozkrzewione, mające na szczycie i w pachwinach liści, na miejscu pędów bocznych, normalne, gęste kwiatostany. Kształt liści był zmieniony, ale barwa ich intensywnie zielona była ciemniejsza niż u roślin nie indukowanych. Nie posiadały one normalnego owłosienia, powierzchnia blaszek była błyszcząca i sztywna jak u kserofitów. Blaszka liściowa robiła wrażenie grubszej, miała często na górnej stronie wypukłości. Nie zaobserwowano tu zmian ogonka liściowego.

Z doświadczeń 1952 r. wynika, że zmiany morfologiczne II typu idą w parze z pełną indukcją generatywną — skróceniem okresu wegetacji, natomiast zmiany I typu zachodzą wtedy, gdy przejście do stanu generatywnego jest częściowe, niepełne i gdy po czasowym zahamowaniu wzrostu oraz rozpoczęciu kwitnienia następuje przerastanie — ponowna faza rozwoju wegetatywnego.

1953 rok

Doświadczenia poprzedniego roku wykazały, że zarówno termin zakwitania roślin, jak i rodzaj i stopień zmian morfologicznych są zależne od terminu stosowania indukcji i że 20 krótkich fotoperiodów wystarcza do wywołania wyraźnych efektów. W roku 1953 postanowiono określić ściślej granice terminu skutecznej indukcji.

Założono doświadczenie z 13 kombinacjami różniącymi się między sobą tylko terminem rozpoczynania skracania dnia. Wszystkie kombinacje otrzymały po 20 fotoperiodów 8-godzinnych (noc przedłużona do 16 godzin). Rośliny pierwszej kombinacji były indukowane od dnia wschodów, a w następnych zaś kolejno 4, 8, 12, 16 . . . . . 48 dni później. Doświadczenie miało 3 powtórzenia. Wysiew nastąpił 9 maja, wschody 25 maja.

Niektóre wskaźniki rozwoju wegetatywnego i generatywnego roślin podajemy w tabeli 1. Tabela ta została sporządzona na podstawie tabeli 7 str. 31 z pracy Rylskiej i Wisłockiej 1956. W ostatnich dwóch (obecnie dodanych) rubrykach tabeli 1 uwzględniamy stopień zmian morfologicznych I i II typu.

Nie będziemy się tu zatrzymywać nad zmianami w rozwoju wegetatywnym i generatywnym roślin przy różnych terminach indukcji, ponieważ omówiono je szczegółowo w wyżej wymienionej pracy.

W doświadczeniu tym. tak jak i w roku poprzednim zaobserwowano

Tabela 1

Wpływ różnych terminów przedłużania nocy na rozwój generatywny i wegetatywny pachnotki i na jej morfogenezę przy 20 fotoperiodach 8-godzinnych (1953 rok)

Influence of different terms of the prolonged nights on generative adn vegetative development of *Perilla ocimoides* and on its morphogenesis at 20 photoperiods of 8 hours (1953)

Nr komb. / No of comb.	Liczba dni od wschodów do rozpoczęcia przedłużania nocy / No of days from germination to the beginning of the lengthening of nights	Liczba roślin / No of plants	Liczba dni od wschodów do początku pierwszego kwitnienia / No of days from germination to the beginning of first flowering (days)	Przyśpieszenie pierwszego kwitnienia o dni / Acceleration of the first flowering (days)	Liczba dni od wschodów do początku drugiego kwitnienia / No of days from germination to the second flowering	Przyśpieszenie drugiego kwitnienia o dni / Acceleration of the second flowering	Średnia Average: Wysokość roślin / Height of plants		Liczba węzłów / No of nodes		Liczba rozgałęzień / No of brenches		Zmiany morfologiczne / Morphological changes	
							ogólna w cm / absolute in cm	w stosunku do kontroli w % / In relation to control in %	ogólna / absolute	w stosunku do kontroli w % / In relation to control in %	ogólna / absolute	w stosunku do kontroli w % / In relation to control in %	I typ / type I	II typ / type II
Kontrola Control	—	223	—	—	84	—	76,6	100,0	13,2	100,0	20,1	100,0	—	—
1	0	17	50	34	84	0	75,1	98,0	20,3	153,8	21,5	107,0	++	—
2	4	20	50	34	84	0	79,1	103,3	20,8	157,6	19,5	97,0	+++	—
3	8	17	55	29	84	0	72,2	94,3	19,8	150,0	17,7	88,0	+++	—
4	12	16	55	29	84	0	67,4	88,0	19,4	147,0	13,3	66,1	+++	—
5	16	18	59	25	84	0	63,9	83,4	16,8	127,3	15,5	77,1	+++	+
6	20	17	64	20	84	0	57,3	74,8	12,4	93,9	14,6	72,6	++	++
7	24	18	—	—	57	27	43,8	57,2	9,0	68,2	14,1	70,1	—	+++
8	28	17	—	—	58	26	39,9	52,1	8,6	64,4	12,2	60,7	—	+++
9	32	13	—	—	61	23	44,5	58,1	9,3	70,5	15,5	77,1	—	+++
10	36	19	—	—	63	21	43,9	57,3	10,4	78,8	17,7	88,0	—	++
11	40	19	—	—	69	15	42,5	55,5	10,4	78,8	13,6	67,6	—	++
12	44	15	—	—	71	13	42,5	55,5	11,0	83,3	18,0	89,5	—	+
13	48	17	—	—	78	6	45,8	59,8	11,2	84,8	12,8	63,6	—	—

\+ słabe nasilenie zmian (slight changes)
++ średnie nasilenie zmian (medium changes)
+++ silne nasilenie zmian (strong changes)



fot. B. Siemaszko

Ryc. 3. Z lewej: roślina kontrolna, z prawej: roślina, której indukcja rozpoczęła się 12 dnia po wschodach. Kombinacja 4, 1953 r. Zdjęcie z pierwszego kwitnienia rośliny doświadczalnej

Control plant (left); plant the induction of which has beginned 12 days after the germination. Combination 4, 1953 (right). Photographed at the beginning of anthesis of the induced plant

dwa typy zmian morfologicznych. W poszczególnych kombinacjach wystąpiły wyraźne różnice w nasileniu zmian danego typu oraz stopniowe przejście od jednego typu zmian do drugiego. Różnice te, jak wynika z doświadczenia, uwarunkowane są wiekiem rośliny, w którym stosowano przedłużanie nocy. Szczegółowo przedstawiało się to następująco: rośliny kombinacji pierwszej (początek indukcji od wschodów) miały wyraźne dwa kwitnienia. Rośliny te miały prawie wszystkie liście różnorodnie zmienione w typie I, przy czym przeważał kształt blaszki szeroko jajowaty. Przysadki były duże i zmienione, kwiatostany luźne. Na skutek wczesnego i silnego przerastania rośliny te przy końcu wegetacji mało się różniły wysokością i ogólnym pokrojem od roślin kontrolnych (ryc. 2).

W kombinacji drugiej (początek skracania dnia 4 dni po wschodach), trzeciej (8 dni), czwartej (12 dni) i piątej (16 dni) występują także dwa kwitnienia z tym, że termin pierwszego, w miarę przesuwania terminu indukcji, stopniowo się opóźnia. Natomiast kwitnienie drugie rozpoczyna



fot. B. Siemaszko

Ryc. 4. Z lewej — roślina kontrolna, z prawej — roślina, której indukcja rozpoczęła się 16 dni po wschodach (kombinacja 5, 1953 r.). Zdjęcie w okresie owocowania

Control plant (left); plant the induction of which has beginned 16 days after germination; combination 5, 1953 (right). Photographed during fruiting period

się w kombinacjach od pierwszej do szóstej w jednym terminie, jednocześnie z kwitnieniem roślin kontrolnych. Występują tu powszechnie zmiany I typu. W miarę opóźniania terminu indukcji rośliny coraz słabiej rosną, mają coraz mniej rozgałęzień, toteż pokrój tych roślin jest coraz więcej zmieniony i już w kombinacji czwartej i piątej zupełnie nie przypomina pokroju roślin kontrolnych (ryc. 3 i 4).

Rośliny kombinacji szóstej (termin rozpoczęcia indukcji 20 dni po wschodach) znajdują się na pograniczu obu typów zmian morfologicznych. W górnych węzłach tych roślin obserwujemy zmiany liści I typu, w dolnych zaś węzłach II typu. Występują tu jeszcze dwa kwitnienia, z tym, że kwitnienie pierwsze jest o 14 dni późniejsze od tegoż kwitnienia w kombinacji pierwszej i drugiej. Rośliny są niższe i mniej mają węzłów i rozgałęzień. Pokrój ogólny rośliny nie jest już tak silnie zmieniony (pomijając mniejsze rozmiary), jak w kombinacjach pierwszych. Gdy porównamy

indeksy liści z kombinacji pierwszej i szóstej to, widzimy, że nie ma tu wyraźnych różnic jakościowych (ryc. 5 i 6).

Począwszy od kombinacji siódmej (początek indukcji 24 dni po wschodach) aż do kombinacji ostatniej (48 dnia po wschodach) rośliny kwitną już



fot. B. Siemaszko

Ryc. 5. Indeks liści. U góry liście roślin kontrolnych, u dołu liście roślin, których indukcja rozpoczynała się zaraz po wschodach (kombinacja 1 — 1953 r.)

Leaf index. Above leaves from control plants, below leaves from plants induced just after the germination (combination 1, 1953)



fot. B. Siemaszko

Ryc. 6. Indeks liści. U góry liście roślin kontrolnych, u dołu liście roślin, których indukcja rozpoczynała się 20 dni po wschodach (kombinacja 6 — 1953 r.)

Leaf index. Above leaves from control plants, below leaves from plants induced 20 days after germination (combination 6, 1953)

tylko raz i mają normalne kwiatostany. Zmiany morfologiczne I typu tu już nie występują, natomiast nasilają się zmiany II typu. Maksymalne przyspieszenie jedynego, normalnego kwitnienia — o 27 dni — w stosunku do kontroli zanotowano w kombinacji siódmej. Rośliny tych dalszych kombinacji były jeszcze niższe od poprzednich i zawiązywały mniej węzłów (ryc. 7).

U roślin kombinacji dziesiątej aż do trzynastej (początek indukcji 36, 40, 44, 48 dni po wschodach) coraz słabsza jest reakcja na przedłużanie nocy. Przyspieszenie kwitnienia jest coraz mniejsze, a pokrój roślin i kształt

liści coraz bardziej zbliża się do roślin nie indukowanych. Jeszcze w kombinacji dziesiątej występują wyraźne zmiany morfologiczne II typu, w następnych zaś liście mało albo wcale się nie różnią od liści roślin kontrolnych. W kombinacji dwunastej całe rośliny już bardzo nieznacznie różnią



fot. B. Siemaszko

Ryc. 7. Z lewej — roślina kontrolna, z prawej — roślina, której indukcja rozpoczęła się 24 dni po wschodach (kombinacja 7 — 1953 r.). Zdjęcie w okresie kwitnienia rośliny doświadczalnej

Control plant (left); plant the induction of which beginned 24 days after germination. Combination 7, 1953 (right). Photographed at the anthesis of induced plant

się pokrojem od roślin kontrolnych. Rośliny ostatniej kombinacji, trzynastej, zewnętrznie prawie się nie różnią od roślin kontrolnych, są tylko nieco mniejsze. Przyspieszenie kwitnienia wynosi tu tylko 6 dni.

W ten sposób stosując przedłużone noce w coraz to późniejszych terminach otrzymaliśmy zamknięty cykl zmian morfologicznych: nasilanie się zmian I typu, ich słabnięcie i przechodzenie stopniowo w zmiany II typu aż do zanikania tych ostatnich i zupełnego zbliżenia morfologicznego do roślin kontrolnych.

1954 rok

Chcąc dokładniej zanalizować i zaobserwować cykl zmian morfologicznych pachnotki postanowiono częściowo powtórzyć doświadczenie z poprzedniego roku. Najsilniejsze zmiany morfologiczne I typu zaobserwowa-



fot. B. Siemaszko

Ryc. 8. Różnorodne zmiany morfologiczne pierwszego typu u roślin poddanych identycznej indukcji (20 przedłużonych nocy, początek 10 dni po wschodach, 1954 r.). Zdjęcia w okresie pierwszego kwitnienia. Zachowano naturalne proporcje dla wszystkich pięciu roślin

Different morphological changes of the type I in plants submitted to the same prolonged night treatment (20 prolonged nights started 10 days after germination). Photographed at the first flowering. Diminished to the same scale

no w 1953 roku u roślin w tych kombinacjach, które otrzymały indukcję krótkim dniem w terminach od 8 do 16 dnia po wschodach.

W 1954 r. założono małe doświadczenie, w którym indukcję fotoperio-

dyczną rozpoczęto 10 dni po wschodach, przedłużając noc do 16 godzin przez okres 20 dób. Wysiew nastąpił 5 maja, a wschody 23 maja. Niska temperatura i obfite opady, jakie zanotowano w maju 1954 roku, wpłynęły ujemnie na równomierność wschodów pachnotki. Wschody roślin rozciągnęły się nadmiernie i nie udało się uzyskać (mimo starannego przerywania) wyrównanego materiału do doświadczenia. W rezultacie indukcję otrzymały rośliny w nierównym wieku i to — jak sądzimy — wpłynęło na wielką różnorodność zmian morfologicznych, jakie obserwowano w tym roku. Doświadczenie miało trzy powtórzenia po 7 roślin. Wystąpił tu tylko pierwszy typ zmian, ale śmiało można powiedzieć, że w ramach tego typu każda roślina była inna. Różnorodność tę przedstawiają ryc. 8, a, b, c, d, e.

Wszystkie rośliny tego doświadczenia miały dwa kwitnienia. Dwojaki mógł być powód tak różnorodnej reakcji poszczególnych roślin. Albo na skutek nierównych wschodów rośliny były poddane indukcji w różnym wieku fizjologicznym, albo przedłużanie nocy powoduje u pachnotki zahamowanie działania czynników morfotycznych kierujących wzrostem i rozwojem rośliny. W tym ostatnim wypadku ostateczne rozmiary i kształt rośliny byłyby jakąś wypadkową działania pozostałych czynników morfotycznych i warunków zewnętrznych.

1955 rok

Powtórzono doświadczenie z poprzedniego roku, biorąc za kryterium stopnia rozwoju roślin nie liczbę dni po wschodach, lecz określone wskaźniki wzrostu i rozwoju roślin. Stopień rozwoju (wiek fizjologiczny rośliny) określano liczbą węzłów i rozmiarami liści w najmłodszym węźle.

W doświadczeniu tego roku, jak i w roku 1954, rośliny doświadczalne otrzymały 20 nocy przedłużonych do 16 godzin (fotoperiody 8-godzinne). Wysiew nastąpił 28 kwietnia, wschody 9 maja. Zaciemnianie rozpoczęto, gdy rośliny miały 2 węzły ponad liścieniami i długość liści w drugim węźle wynosiła od 0,5 do 1 cm; było to 14 dni po wschodach. Efekt indukcji był równie silny, jak w poprzednim roku. Wyniki w zasadzie powtórzyły się. Wystąpiły silne zmiany morfologiczne wyłącznie I typu, przerastanie i podwójne kwitnienie. Nie było jednak takiej różnorodności kształtów, jak w roku poprzednim. Widocznie ściśle przeprowadzona selekcja materiału (równy wiek fizjologiczny) odgrywa tu dużą rolę. Potwierdziło to przypuszczenie z roku 1954, że różnorodność była spowodowana przede wszystkim różnym wiekiem siewek w chwili rozpoczynania indukcji.

W roku 1955, oprócz opisywanego doświadczenia przeprowadzonego na



fot. B. Siemaszko

Ryc. 9. *Perilla ocimoides* L. Z lewej — roślina, która otrzymała 10 przedłużonych nocy od 24 dnia po wschodach; z prawej — roślina kontrolna (Radzików, 1955 r.). Zdjęcie w okresie owocowania

Plant treated with 10 prolonged nights 24 days after germination (left); control plant (right), Radzików 1955. Photographed during fructification

poletkach SGGW, założono w Radzikowie uzupełniające doświadczenie, w którym rośliny pierwszej kombinacji otrzymały 10, drugiej zaś 20 nocy przedłużonych do 16 godzin. Początek indukcji 24 dnia po wschodach, materiał wyrównany. Każda kombinacja miała 12 powtórzeń po 7 roślin w powtórzeniu.

Różnice między roślinami obu kombinacji były uderzające. Rośliny, które otrzymały 10 krótkich fotoperiodów, wykazały w silnym stopniu zmiany morfologiczne I typu, przerastały i miały dwa kwitnienia. Przy



fot. B. Siemaszko

Ryc. 10. *Perilla ocimoides* L. Z lewej — roślina, która otrzymała 20 przedłużonych nocy od 24 dnia po wschodach, z prawej — roślina kontrolna (Radzików, 1955 r.). Zdjęcie w okresie owocowania

Plant treated with 20 prolonged nights 24 days after germination (left); control plant, Radzików, 1955 (right). Photographed during fructification

końcu wegetacji były one równie wysokie, jak rośliny kontrolne (niektóre nawet je przerastały). Pokrój roślin, jak i kształt liści, był jednak mocno zmieniony, jak widzimy na ryc. 9.

Indukcja 20-dniowa dała krańcowo różne rezultaty. Rośliny prawie od razu przestały rosnąć i szybko zakwitły (46 dni przed kontrolnymi) wytwarzając normalne kwiatostany. Przy końcu wegetacji wyglądały przy roślinach kontrolnych wręcz jak karzełki. Wystąpił tu w całej pełni II typ zmian morfologicznych (ryc. 10).

Zaznaczamy, że do zdjęć nie były wybierane pary specjalnie kontrastowe, tylko naprawdę średnie, najbardziej charakterystyczne dla kombinacji.

Identyczne doświadczenie założone w Radzikowie w roku 1957 potwierdziło w zupełności wyniki z roku 1955. Wykazaliśmy więc, że dla zmian morfologicznych I typu wystarcza w zupełności 10 dni skróconych oraz, że przy równoczesnym rozpoczynaniu indukcji liczba fotoperiodów decyduje o rodzaju i stopniu zmian morfologicznych i rozwojowych.

1957 rok

Celem doświadczeń w roku 1957 było wyjaśnienie trzech zagadnień:

1. W jakim okresie rozwojowym rośliny (wieku fizjologicznym) należy stosować przedłużanie nocy, aby wywołać zmiany kształtu i budowy liścia.

2. Czy zmiany te zachodzą jedynie w liściach zawiązujących się i wyrastających w okresie indukcji, czy dotyczą także liści już uformowanych, albo młodszych powstałych po zakończeniu indukcji.

3. Czy bodziec fotoperiodyczny (długa noc) jest jedynie czynnikiem zakłócającym normalną morfogenezę, czy też w miarę swego nasilania się powoduje coraz głębsze jednokierunkowe zmiany kształtów rośliny.

W celu wyjaśnienia powyższych zagadnień założono dwa doświadczenia. W pierwszym zmienną był termin rozpoczynania indukcji, w drugim — liczba fotoperiodów. W obu doświadczeniach ograniczyliśmy się do takich warunków indukcji, które (jak wiedzieliśmy z wyników lat poprzednich) powinny wpływać na morfogenezę. Stosowano więc w doświadczeniu pierwszym 10 nocy, przedłużonych do 16 godzin w różnych stadiach rozwoju (poczynając od roślin z jednym węzłem ponad liścieniami i kończąc na roślinach z 7 węzłami). W doświadczeniu drugim rozpoczęto przedłużanie nocy równocześnie dla wszystkich kombinacji (rośliny miały wtedy 4 węzły ponad liścieniami) i zakończono je dla kombinacji pierwszej po 2 dniach, a dla każdej następnej o 2 dni później, tak że ostatnia kombinacja — dziesiąta — otrzymała 20 przedłużonych nocy.

Doświadczenia 1957 r. rozpoczęto siewem 25 kwietnia w sześciu powtórzeniach, wschody nastąpiły 19 maja.

Oprócz pomiarów i obserwacji, robionych jak w latach poprzednich, wykonano dwa razy pełne analizy morfologiczne i sporządzono dokładne narysy trzech roślin z każdej kombinacji: w okresie rozpoczęcia indukcji i w okresie kwitnienia. Doświadczenie II udokumentowano jeszcze analizą rozwoju pędów bocznych. Mianowicie wykonano pomiary i narysy pączków pachwinowych na początku indukcji oraz odpowiadających im bliźniaczych pędów bocznych w okresie kwitnienia.

Doświadczenie I — 1957 r.

Za miarę wieku fizjologicznego rośliny przyjmowaliśmy liczbę węzłów ponad liścieniami i długość listków wyrastających z najmłodszego węzła. W pierwszym doświadczeniu (różny termin indukcji) rozpoczynano przedłużenie nocy do 16 godzin roślinom pierwszej kombinacji w chwili, kiedy długość ich pierwszych listków wynosiła 0,5 cm, w drugiej kombinacji, gdy druga para liści osiągnęła takież rozmiary i tak dalej, aż do kombinacji siódmej, która otrzymała przedłużone noce, gdy siódma para liści doszła do tejże długości. W ten sposób rośliny wszystkich kombinacji miały

Tabela 2

Wpływ dziesięciu przedłużonych nocy stosowanych w różnym wieku fizjologicznym pachnotki na jej rozwój (doświadczenie I, 1957 r.). Średnie z 29 roślin w pierwszej kombinacji i z 42 roślin w kombinacjach pozostałych

Influence of 10 prolonged nights applied at different physiological age of *Perilla ocimoides* on its development (experiment I, 1957). Average from 29 plants of the first combination and 42 plants from other combinations

Nr. komb. / No Comb.	Liczba węzłów ponadliścieniowych w dniu rozpoczynania indukcji; w nawiasie liczba dni od wschodów / No of nodes above cotyledones at the time of induction; in parantheses no of days after germination	Wysokść roślin w dniu: / Height of plants at: rozpoczynania indukcji w cm / the beginning of induction in cm	Wysokść roślin w dniu: / Height of plants at: kwitnienia w cm / anthesis in cm	Liczba węzłów w okresie kwitnienia / No of nodes at flowering: węzły podstawowe / nodes with abnormal branching	Liczba węzłów w okresie kwitnienia / No of nodes at flowering: węzły dodatkowe / nodes with normal branching	Przyrost węzłów podstawowych od początku indukcji / Increase of nodes with normal branching from the beginning of induction	Początek kwitnienia / Beginning of flowering: Liczba dni od wschodów / No of days after germination: pierwsze / first	Liczba dni od wschodów / No of days after germination: drugie / second	Liczba dni od rozpoczynania indukcji / No of days after beginning of induction: pierwsze / first	Liczba dni od rozpoczynania indukcji / No of days after beginning of induction: drugie / second	Przyśpieszenie kwitnienia o dni / Acceleration of the flowering in days: pierwsze / first	Przyśpieszenie kwitnienia o dni / Acceleration of the flowering in days: drugie / second	Zmiany morfologiczne / Morphological changes: I typ / Type I	Zmiany morfologiczne / Morphological changes: II typ / Type II
Kontrola Control	—		87,9	14,2	—	—	-	89,0					—	—
1	1 (4)	0,3	88,8	14,5	—	13,5	—	88,0	—	84,0	—	1,0		—
2	2 (15)	1,0	84,0	5,5	22,1	3,5	47,2	89,0	32,2	74,0	41,8	—		—
3	3 (19)	1,6	65,5	6,1	21,6	3,1	47,0	89,0	28,0	71,0	41,0	—		—
4	4 (25)	3,3	56,9	6,7	21,3	2,7	50,0	89,0	25,0	64,0	39,0	—		—
5	5 (29)	5,5	60,1	7,6	22,9	2,6	53,0	89,0	24,0	60,0	36,0	—		—
6	6 (34)	8,1	66,5	9,6	—	3,6	—	62,3	—	28,3	—	26,7		—
7	7 (39)	12,0	62,7	11,2	—	4,2	—	67,0	—	28,0	—	22,0		-

\+ słabe nasilenie zmian — + slight changes

\+ + średnie nasilenie zmian — + + medium changes

\+ + + silne nasilenie zmian — + + + strong changes

indukcję jednakowym bodźcem (dziesięciu nocami przedłużonymi), ale w różnym wieku fizjologicznym.

Wyniki doświadczenia I przedstawiono w tabeli 2 i 3.

Tabela 2 obrazuje rozwój wegetatywny i generatywny roślin pierwszego doświadczenia. Już pobieżny rzut oka na wyniki mówi nam, że dziesięć przedłużonych nocy jest wystarczająco silnym bodźcem fotoperiodycznym dla wywołania zmian morfologicznych pachnotki i to przy rozpoczynaniu indukcji w dość szerokich granicach wieku (rośliny od 2 do 6 węzłów). Te same dziesięć długich nocy jest bodźcem za słabym dla całkowitego przestawienia się rośliny na procesy generatywne. Niemniej jednak wpływ na te procesy zaznaczył się w następujący sposób. Na bardzo młode rośliny (1 węzeł) indukcja działa minimalnie, natomiast znaczne przyspieszenie pierwszego kwitnienia zanotowano, gdy rośliny w chwili rozpoczynania indukcji miały od 2 do 5 węzłów, i znowu mniejsze, gdy przykrywano rośliny jeszcze starsze (6, 7 węzłów). Przyspieszeniu kwitnienia towarzyszy zahamowanie wzrostu i znaczne zmniejszenie liczby podstawowych węzłów w stosunku do roślin kontrolnych (6,5 węzłów w kombinacji drugiej wobec 15,2 u roślin nie indukowanych). Od drugiej do piątej kombinacji wystąpiło przerastanie roślin, stąd duża ilość węzłów nazwanych „dodatkowymi". W węzłach dodatkowych w pachwinach zmienionych liści lub rozrośniętych przysadek rozwijały się pojedyncze kwiaty lub krótkie dwu- lub trójkwiatowe kwiatostany.

W kombinacjach pierwszej i szóstej, dla których indukcja była za wczesna lub zbyt późna, nie wszystkie rośliny zareagowały jednolicie, jedne mało się różniły od roślin kontrolnych, inne były wyraźnie zmienione. W całym tym doświadczeniu wystąpiły jedynie zmiany liści pierwszego typu, jak zwykle przy niepełnej indukcji.

Dla dokładniejszego zilustrowania zmian morfologicznych sporządzono szczegółowe narysy (diagramy) pojedynczych roślin, wybierając 3 rośliny z kombinacji: najmniej, średnio i najsilniej zmienioną. Diagramy te rysowano dwukrotnie: w dniu rozpoczynania indukcji (dla każdej kombinacji innym) i w okresie kwitnienia. W sumie wykonano w ramach tego doświadczenia 66 narysów roślin doświadczalnych i kontrolnych.

Na podstawie tych narysów sporządzono tabelę 3, w której zestawiono dane cyfrowe dotyczące zmian morfologicznych dla poszczególnych roślin: a, b, c. Jak widzimy, rozrzut między rośliną najmniej i najsilniej zmienioną w kombinacji jest dość duży, ale nie taki, żeby zaciemniał wyniki. Omówimy szczegółowo zmiany morfologiczne roślin poszczególnych kombinacji tego doświadczenia. W kombinacji pierwszej (początek indukcji, gdy rośliny miały 1 węzeł) rośliny rosły prawie równie silnie, jak rośliny kontrolne. Jednak parę roślin uwzględnionych na tabeli 3 miało zmienione

Tabela 3

Wpływ dziesięciu przedłużonych nocy stosowanych w różnym wieku fizjologicznym pachnotki na jej morfogenezę (doświadczenie I, 1957 r.)

Influence of 10 prolonged nights applied at different physiological ages of *P. ocimoides* on its morphogenesis (experiment I, 1957)

Nr komb. No of comb.	Roślina Plant	Liczba węzłów w dniu rozpoczynania indukcji No of nodes at the beginning of induction	Ogólna liczba liści Total no of leaves: w dniu rozpoczynania indukcji średnia z 6 roślin at the beginning of induction (average from 6 plants)	Ogólna liczba liści Total no of leaves: w okresie kwitnienia at the flowering	Liczba liści zmienionych No of changed leaves	Procent liści zmienionych % of changed leaves	Przyrost węzłów podstawowych od dnia indukcji do okresu kwitnienia Increase of nodes with normal branching from the beginning of induction to flowering	Zmiany morfologiczne Morphological changes: I typ type I	Zmiany morfologiczne Morphological changes: II typ type II
Kontr.	a	—	—	564	—	—	—	—	—
	b	—	—	742	—	—	—	—	—
	c	—	—	908	—	—	—	—	—
1	a	1	2	540	144	26,7	10	+	—
	b	1	2	1306	922	70,6	12		
	c	1	2	260	—	—	12	—	
	d	1	2	732	—	—	13	—	—
2	a	2	6	616	560	90,9	4	+++	
	b	2	6	236	218	92,4	4	+++	—
	c	2	6	628	554	88,2	4	+++	—
3	a	3	10,3	692	656	94,8	3	+++	—
	b	3	10,3	898	854	95,1	3	+++	—
4	a	4	16,0	386	370	95,9	1	+++	
	b	4	16,0	642	590	91,9	2	+++	—
	c	4	16,0	1380	1254	90,9	4	+++	—
5	a	5	24,0	528	454	86,0	2	+	
	b	5	24,0	1010	856	84,8	3	+++	—
	c	5	24,0	1062	868	81,7	3	++	—
6	a	6	36,0	758	646	85,2	1	+	
	b	6	36,0	256	164	64,1	1	++	—
	c	6	36,0	1896	1820	96,0	1	+++	
7	a	7	51,4	380	239	60,5	2		
	b	7	51,4	490	344	70,2	3		

liście oraz kwitło dwa razy; pierwsze kwitnienie było przyspieszone o trzy tygodnie. Liście tych paru roślin były wyraźnie zmienione (skrócone, owalne), lecz do siebie podobne (ryc. 11). W tabeli 2 nie uwzględniono w pierwszej kombinacji zmienionych roślin, gdyż stanowiły one tylko nikły procent. Olbrzymia większość roślin pierwszej kombinacji pokrojem ani budową nie różniła się od roślin kontrolnych.

Najsilniejsze zmiany wystąpiły u roślin, którym zastosowano przedłużanie nocy, gdy miały 3 lub 4 węzły. Pokrój tych roślin był całkowicie zmieniony i zupełnie nie przypominał roślin kontrolnych. Wzrost ich niewiele przekraczał 50% normy. Wystąpiło tu podwójne kwitnienie, przy czym kwiatostany drugiego kwitnienia były raczej zbliżone do wiechy niż do grona. W liściach obserwowano pełną rozmaitość zmian I typu (ryc. 12a i b).



fot. B. Siemaszko

Ryc. 11. Jedna z paru roślin lekko zmienionych (I typ zmian) na skutek indukcji 10 przedłużonymi nocami w wieku 1 węzła (kombinacja pierwsza, doświadczenie I, 1957 r.). Zdjęcie w okresie pierwszego kwitnienia

One of the slightly changed (type I of changes) plant as a result of induction whith 10 prolonged nights at the stage of first internode (first combination, experiment I, 1957). Photographed at the time of the first flowering



fot. B. Siemaszko



fot. T. Krzywacka

Ryc. 12. Roślina silnie zmieniona (I typ zmian) na skutek indukcji 10 przedłużonymi nocami w wieku 3 węzłów (kombinacja trzecia, doświadczenie I, 1957 r.). *a* — zdjęcie całej rośliny w okresie pierwszego kwitnienia; *b* — górna część pędu głównego. Pokrój pędu charakterystyczny dla rośliny przerastającej

Plant strongly changed (type I of changes) as a result of induction with 10 prolonged nights at the stage of third internode (third combination, experiment I, 1957). *a* — photographed at the time of the first flowering; *b* — upper part of the main shoot of the plant. The characteristic habitus for a proliferating plant

Począwszy od kombinacji piątej (początek zaciemniania — 5 węzłów) działanie indukcji fotoperiodycznej na morfogenezę rośliny powoli zaczyna słabnąć. Rośliny mają nadal zmieniony pokrój, niższy wzrost i podwójne kwitnienie, ale jak widać z tabeli 2 i 3 różnica między roślinami doświadczalnymi i kontrolnymi maleje. Zachowanie roślin kombinacji szóstej (początek indukcji — 6 węzłów) jest podobne do kombinacji



Ryc. 13. Roślina, która otrzymała 10 przedłużonych nocy w wieku 7 węzłów (kombinacja siódma, doświadczenie I, 1957 r.) *a* — zdjęcie całej rośliny na początku okresu kwitnienia; *b* — rozluźniony kwiatostan, okres kwitnienia

Plant treated with 10 prolonged nights at the stage of 7 internodes (7 th combination, experiment I, 1957). *a* — photographed at the beginning of anthesis; *b* — loose inflorescence of the plant. Flowering time

pierwszej. Mamy tutaj także część roślin silnie zmienionych (procentowo więcej niż w pierwszej kombinacji), a część (mniejsza) miała niewiele liści i w słabym tylko stopniu przekształconych.

Rośliny kombinacji siódmej (początek indukcji — 7 węzłów) różnią się już od roślin kontrolnych tylko wzrostem i wcześniejszym kwitnieniem. Kwitnienie jedno. Pokrój prawie taki sam, jak u roślin kontrolnych, jedynie kwiatostany są bardziej rozluźnione. Były tu prawdopodobnie zapoczątkowane zmiany liści II typu, ale w tak słabym stopniu, że nie dało się to z całą oczywistością stwierdzić (ryc. 13a i b).

W całości tego doświadczenia widoczne było stopniowanie zmian morfologicznych zależnie od wieku rośliny w chwili rozpoczynania indukcji. Zmiany pojawiały się sporadycznie wtedy, gdy 10-dniowa indukcja działała na rośliny z jednym wykształconym węzłem nadliścieniowym i dochodziły

do maksimum przy indukcji w stadium 3 i 4 węzłów, zaś stopniowo osłabiały się u roślin starszych, aż do zanikania reakcji przy indukcji w wieku 7 węzłów. Narysy wykonane w dniu rozpoczynania indukcji pozwalają stwierdzić, że zmianom ulegają liście formujące się w okresie indukcji oraz liście wykształcające się po jej zakończeniu. Do jakiego stopnia są już w tym czasie najmłodsze liście zapoczątkowane na wierzchołku pędu, wykażą specjalne badania anatomiczne wierzchołków wzrostu prowadzone w naszej pracowni przez mgr N. Rosiekową.

Doświadczenie II — 1957 r.

Doświadczenie pierwsze dało obraz nasilania się zmian morfologicznych u pachnotki w zależności od czynnika pierwszego, tj. wieku rośliny przy liczbie fotoperiodów najodpowiedniejszej dla tego typu indukcji. Drugie zaś miało nam wykazać stopniowanie tych zmian zależnie właśnie od liczby fotoperiodów. We wszystkich kombinacjach doświadczenia II rozpoczęto indukcję (przedłużanie nocy od 2 do 20 dni), gdy rośliny miały 4 węzły ponad liścieniami, a więc w wieku, w którym pachnotka wykazywała w poprzednich latach największą czułość na bodziec morfotyczny — przedłużanie nocy.

Wyniki doświadczenia były bardzo efektowne i zostały wielostronnie opracowane. Zależnie od czasu trwania bodźca ułożyła się cała gama jakościowo i ilościowo różnych reakcji. O rozwoju wegetatywnym i generatywnym pachnotki oraz o zmianach w różnych kombinacjach tego doświadczenia mówi tabela 4 oraz ryciny 14 i 15.

Zwróćmy uwagę najpierw na rozwój wegetatywny. Uderza tutaj stopniowy spadek wzrostu roślin w miarę przedłużania indukcji. Rośliny kombinacji, które otrzymały 16, 18, 20 przedłużonych nocy, były przeszło trzy razy mniejsze, niż rośliny, które otrzymały 2 przedłużone noce, a blisko cztery razy mniejsze niż nie poddane indukcji. Inaczej było z liczbą węzłów. Musieliśmy rozróżnić węzły podstawowe (z których wyrastają normalne liście i ulistnione pędy) oraz węzły dodatkowe. Węzły dodatkowe występują jedynie u roślin przerastających. W węzłach tych wyrastają silnie zmienione przysadki, dużo większe od normalnych przysadek kwiatostanowych. W miarę przerastania rośliny przysadki te rosną osiągając rozmiary średnich liści. Z tabeli i wykresu widzimy, że liczba węzłów podstawowych zmniejsza się gwałtownie na skutek już 4-dniowej indukcji, utrzymuje się na niskim poziomie u roślin przerastających i nieco znowu wzrasta w ostatnich kombinacjach, gdzie rośliny zostały w pełni zaindukowane generatywnie.

Na wykresie (ryc. 15) przedstawiono dla czterech kombinacji (krańcowe i średnie) zależność terminu i czasu trwania kwitnienia od liczby dni induk-

Tabela 4

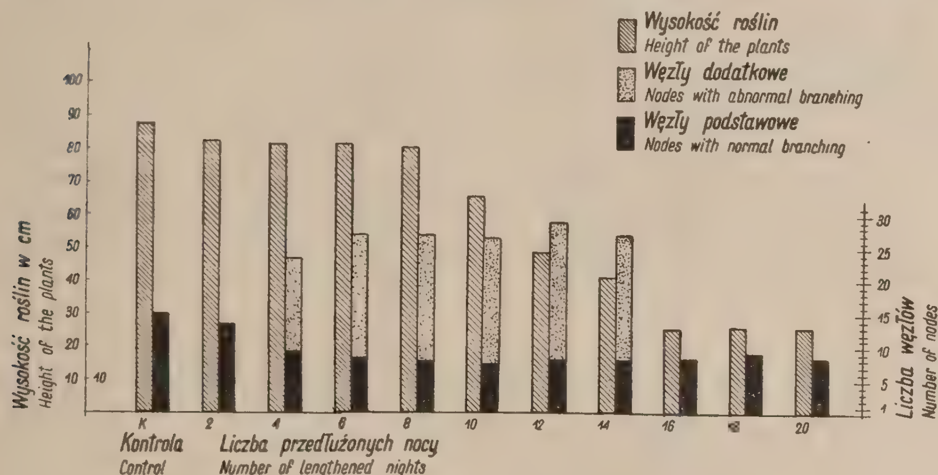
Wpływ indukcji różną liczbą przedłużonych nocy na wzrost, kwitnienie i morfogenezę pachnotki. Średnie z 42 roślin (w kombinacjach 2 6 i 7 mniej, odrzucono nieliczne nietypowe. (Doświadczenie II, 1957 r.)

Influence of induction with different numbers of prolonged nights on growth, flowering and mophogenesis of *P. ocimoides*. Averages from 42 plants (combinations 2, 6 and 7 except some atypical plants). (Experiment II, 1957.)

Nr komb. No of comb.	Liczba dni indukcji No of days of induction	Wysokość roślin w dniu Height of plants at the day of:		Liczba węzłów liścieniowych w dniu No of nodes above cotyledons at the day of:			Przyrost węzłów podstaw. od początku indukcji Increase of nodes with normal branching from the beginning of induction	Początek kwitnienia Beginning of flowering		Długość okresu kwitnienia (pierwszego i drugiego razem) Duration of the flowering period (first and second together)	Przyśpieszenie kwitn. o dni Acceleration of flowering in days		Zmiany morfologiczne Morphological changes	
		rozpoczynania indukcji beginning of induction	kwitnienia flowering	rozpoczynania indukcji beginning of induction	kwitnienia flowering: podstawowe with normal branching	kwitnienia flowering: dodatkowe with abnormal branching		liczba dni od wschodów No of days from germination	liczba dni od rozpoczęcia indukcji No of days from beginning of induction		I kwitnienie I-st flowering	II kwitnienie II-nd flowering	typu I type I	typu II type II
Kontr. Contr.	—	—	87,9	—	15,2	—	—	89	—	20,5	—	—	—	—
1	2	3,3	82,8	4	13,9	—	9,9	77	52	37,3	12,0	—	+	—
2	4	3,3	81,8	4	9,3	14,6	5,3	65	40	45,3	24,0	—	+++	—
3	6	3,3	81,9	4	8,6	18,8	4,6	56	31	53,7	33,0	—	+++	—
4	8	3,3	80,8	4	8,0	19,0	4,0	52	27	57,6	37,0	—	+++	—
5	10	3,3	65,4	4	8,0	18,8	4,0	51	26	54,9	38,0	—	+++	—
6	12	3,3	49,0	4	8,0	21,0	4,0	51	26	43,0	38,0	—	++	+
7	14	3,3	41,5	4	8,0	19,2	4,0	49	24	46,6	40,0	—	+	++
8	16	3,3	25,5	4	8,3	—	4,3	50	25	53,2	—	39,0	—	+++
9	18	3,3	26,7	4	9,2	—	5,2	50	25	32,4	—	39,0	—	+++
10	20	3,3	26,0	4	8,7	—	4,7	50	25	24,8	—	39,0	—	+++

\+ słabe nasilenie zmian (slight changes)
++ średnie nasilenie zmian (medium changes)
+++ silne nasilenie zmian (strong changes)

cji na tle długości naturalnej nocy. Widzimy, że rośliny nie indukowane zakwitają, gdy noc jest jeszcze dosyć krótka (± 9 godzin) i kwitną zaledwie trzy tygodnie. Już dwie przedłużone noce znacznie przyspieszają i przedłużają okres kwitnienia, co potęguje się po 6 i 12 długich nocach. Natomiast



Ryc. 14. Wpływ indukcji różną ilością przedłużonych nocy na wysokość roślin (pole kreskowane) i liczbę węzłów podstawowych (pole zaciemnione) oraz dodatkowych (pole kropkowane). Średnie z 35 roślin. (Doświadczenie II, 1957 r.)

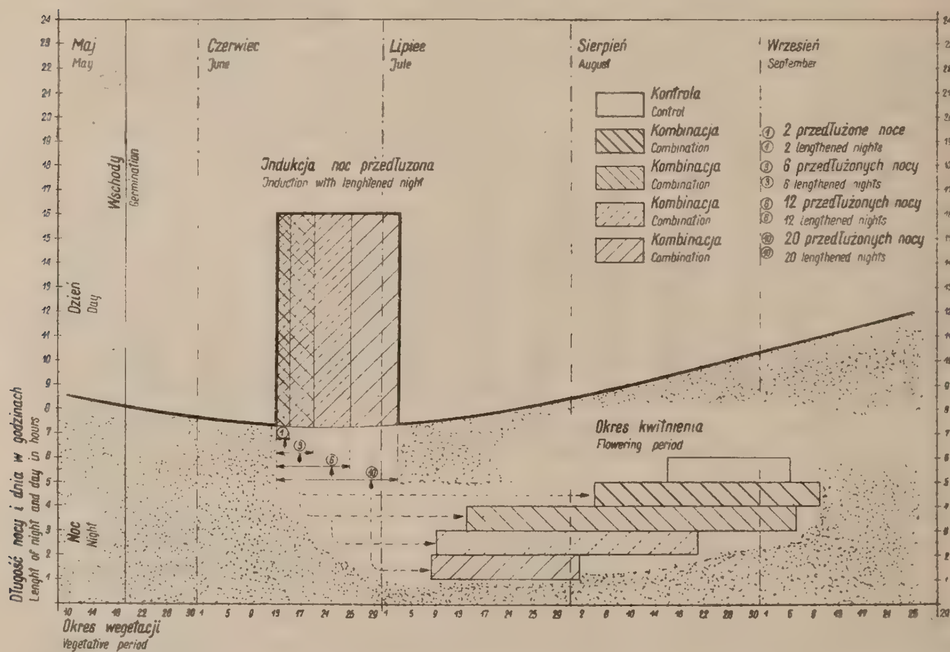
The influence of the induction with different numbers of lengthened nights on height of the plants (shaded areas), number of nodes with normal branching (darkened areas) and on nodes with abnormal branching (pointed areas). Average from 35 plants (experiment II, 1957)

16—20-dniowa indukcja powoduje prawie natychmiastowe (5 dni po jej zakończeniu), ale normalne krótkie kwitnienie. Długie kwitnienie, w kombinacjach od drugiej do siódmej, możemy rozbić tak, jak w doświadczeniu I na dwa: drugie nastąpiło równocześnie z kwitnieniem roślin kontrolnych.

W tych samych kombinacjach, w których wystąpiło przerastanie i podwójne kwitnienie, a także u paru roślin kombinacji pierwszej wystąpiły zmiany morfologiczne pierwszego typu. Pierwsze modyfikacje kształtów obserwowano już w końcu drugiego tygodnia po zakończeniu indukcji; oczywiście najpierw zmieniał się wierzchołek pędu z najmłodszymi liśćmi. Różnice między wierzchołkami jeszcze czysto wegetatywnymi rośliny kontrolnej i zmienionej w typie I obrazuje ryc. 16a i b.

W tabeli 5 staraliśmy się ująć stan zmian morfologicznych, opierając się na narysach, robionych z trzech roślin każdej kombinacji tak samo, jak w doświadczeniu pierwszym. Wykonano tu 90 narysów.

Widzimy, że zależnie od liczby przedłużonych nocy wystąpiły różne zmiany morfologiczne: I typu w kombinacjach od pierwszej do siódmej; II typu w kombinacjach od szóstej do dziesiątej. Kombinacja szósta i siódma — jako przejściowe — łączyły oba typy zmian. Znajdowały się tu



Ryc. 15. Wpływ indukcji różną liczbą przedłużonych nocy na termin i długość okresu kwitnienia pachnotki (doświadczenie II, 1957 r.)

Influence of induction with different numbers of lengthened nights on the beginning and duration of the flowering in *Perilla ocimoides* (experiment II, 1957)

rośliny ze zmianami I typu obok roślin ze zmianami II typu, a nawet u pojedynczych roślin obserwowano oba typy zmian. Jeżeli chodzi o nasilenie zmian, to na ogół zmiany I typu obejmowały prawie całe rośliny (około 90% wszystkich liści), a zmiany II typu występowały u 50—70% liści.

Ze względu na różnorodne zachowanie się roślin w poszczególnych kombinacjach musimy je opisać szczegółowo. Zastosowawszy w 1957 roku termin rozpoczynania indukcji w wieku 4 węzłów utrafiliśmy widać doskonale na okres dużej wrażliwości pachnotki na czynniki morfotyczne; nawet niektóre rośliny kombinacji pierwszej, które otrzymały tylko dwie przedłużone noce, wykazały zmiany morfologiczne I typu. W pokroju ogólnym i wzroście, rośliny te mało odbiegały od roślin nie indukowanych. Zakwitły po raz pierwszy z przyspieszeniem 12 dni, ale potem przerastały

Tabela 5

Wpływ różnej liczby przedłużonych nocy zastosowanych w wieku 4 węzłów na morfogenezę pachnotki (doświadczenie II, 1957 r.)

Influence of different numbers of prolonged nights at the stage of 4 nodes on the morphogenesis of *P. ocimoides* (experiment II, 1957)

Nr. komb. No of comb.	Roślina Plant	Liczba dni indukcji No days of induction	Przyrost węzłów podstawowych od początku indukcji Increase of nodes with normal branching from the beginning of induction	Ogólna liczba liści Total no of leaves	Liczba liści zmienionych No of changed leaves	Procent liści zmienionych % of changed leaves	Zmiany morfologiczne Morphological changes: I typ type I	II typ type II
Kontrola		—	—	564	—	—	—	—
1	a	2	8	660	598	90,6	+++	—
	b	2	7	820	540	65,3	++	
	c	2	6	302	196	64,9	++	
2	a	4	4	548	506	92,3	+++	—
	b	4	4	1194	1146	96,0	+++	—
	c	4	4	472	342	72,5	++	
3	a	6	3	584	556	95,2	+++	—
	b	6	4	1378	1354	98,3	+++	
	c	6	4	828	778	94,0	+++	—
4	a	8	2	1108	1106	98,0	+++	—
	b	8	3	1616	1588	98,3	+++	
5	a	10	4	606	586	96,7	+++	—
	b	10	2	872	858	98,4	+++	
	c	10	2	1040	1022	98,3	+++	
6	a	12	4	224	192	85,7	++	+
	b	12	3	1328	1312	98,8	[illegible]	
	c	12	3	806	784	97,3	++	+
7	a	14	3	40	8	20,0	+	++
	b	14	3	488	444	91,0	+	++
	c	14	3	1008	980	97,7	+	++
8	a	16	4	238	130	54,6	—	+++
	b	16	4	32	—	—	—	+++
	c	16	4	552	438	79,3	—	+++
9	a	18	4	136	86	63,2	—	+++
	b	18	3	138	122	88,4	—	+++
	c	18	4	170	126	74,1	—	+++
10	a	20	3	34	8	23,5	—	+++
	c	20	3	110	64	58,2	—	+++





fot. T. Krzywacka

Ryc. 16. Wierzchołek młodej rośliny widziany z góry: *a* — roślina kontrolna: *b* — roślina indukowana dziesięciu przedłużonymi nocami. Zdjęcie 15 dni po zakończeniu indukcji (doświadczenie II, 1957 r.)

Apex of young plant (top view). *a* — control plant; *b* — plant induced with 10 prolonged nights. Photographed 15 days after the end of induction period (experiment II, 1957)

i kwitły po raz drugi jednocześnie z roślinami kontrolnymi. Kwiatostany tego drugiego kwitnienia miały nie spotykane u roślin kontrolnych zagęszczenie kwiatów. Część roślin była zmieniona w typie I, ale — tak jak i w kombinacji pierwszej doświadczenia pierwszego — nie występowały tu liście lancetowate, tylko szerokie o dłoniastym układzie nerwów (ryc. 17a i b). W kombinacji drugiej (4 przedłużone noce) występuje już u wszystkich roślin podwójne kwitnienie oraz większy procent i większa rozmaitość zmian liści niż w kombinacji pierwszej. W następnych kombinacjach widzimy, że im większą stosowano liczbę dni indukcji, tym wzrost roślin silniej był zahamowany i bardziej zmieniony ich pokrój. Kombinacja piąta, która otrzymała 10 przedłużonych nocy, jest odpowiednikiem kombinacji czwartej w doświadczeniu I i wykazuje taką samą gamę zmian. W kombinacji piątej najsilniej uwydatniły się zmiany morfologiczne ze wszystkich kombinacji doświadczenia II (ryc. 18a i b).

Rośliny kombinacji drugiej do piątej miały różnorodnie zmienione kwiatostany, co ilustrują ryc. 19a, b, c, d.

Począwszy od kombinacji szóstej (12 dni indukcji) następuje silne zahamowanie wzrostu i zmiana pokroju roślin. Jedne rośliny tej kombinacji były zbliżone morfologicznie do roślin poprzednio opisanych, a inne miały zmiany II typu i raz tylko kwitły. Kombinacja siódma ma również charakter przejściowy, zbliżając się jeszcze bardziej do II typu.

W następnych kombinacjach ósmej, dziewiątej i dziesiątej (16, 18, 20 przedłużonych nocy) rośliny miały już całkiem inny pokrój niż w pierw-



fot. T. Krzywacka

Ryc. 17. Roślina, która otrzymała 2 przedłużone noce w wieku 4 węzłów, widoczne lekkie zmiany morfologiczne I typu (kombinacja 1, doświadczenie II, 1957 r.). — *a* — cała roślina; *b* — wierzchołek rośliny

Plant treated with two prolonged nights at the stage of 4 nodes. Slight morphological changes of the type I are visible (combination 1, experiment II, 1957). *a* — total plant; *b* — apex of the plant

szych kombinacjach; ilustruje to ryc. 20. Rośliny wymienionych kombinacji były bardzo niskie, kwitnienie ich było przyspieszone o $5^1/_2$ tygodni. Kwiatostany umieszczone były normalnie na szczytach pędów, ale różniły się od kwiatostanów roślin kontrolnych tym, że jedne były bardziej luźne, drugie bardziej zbite (ryc. 21a, b). Liście były ciemne, grube, z wypukłościami, charakterystyczne dla drugiego typu zmian.

We wczesnym stadium rozwoju pachnotki przedłużanie nocy działa nie tak silnie na przyspieszenie kwitnienia, jak na morfogenezę rośliny. W późniejszym stadium ten sam bodziec silniej przyspiesza procesy generatywne, skracając okres wegetacji. Nie możemy tych dwóch okresów ściśle rozgraniczyć w czasie, gdyż jeden na drugi zachodzi (stąd kombinacja pośrednia z roślinami o dwóch typach reakcji).



fot. T. Krzywacka

fot. B. Siemaszko

Ryc. 18. Roślina, która otrzymała 10 przedłużonych nocy w wieku 4 węzłów, widoczne silne zmiany morfologiczne I typu (kombinacja 5, doświadczenie II, 1957 r.). *a* — roślina w okresie pierwszego kwitnienia; b — wierzchołek rośliny w okresie drugiego kwitnienia

Plant treated with 10 prolonged nights at the stage of 4 nodes Strong morphological changes of the type I are visible (combination 5, experiment II, 1957). *a* — photographed at the first flowering; *b* — apex of the plant at the time of second flowering

Dodać należy, że dla krańcowej przemiany kształtu liścia wystarcza najzupełniej 6—10-dniowa indukcja, dla zmian rozwojowych natomiast potrzeba 16—20 przedłużonych nocy.

Poza tym przekonaliśmy się, że zmiany morfologiczne zachodzą w wierzchołku wzrostu stopniowo. Przy bardzo słabej indukcji (zbyt wczesnej albo za krótkiej) tylko część liści jest zmieniona i same zmiany są prostsze, nie tak głębokie i różnorodne, jak przy pełniejszej indukcji.

Aby rozstrzygnąć trzecie zagadnienie, do jakiego stopnia ukształtowane już liście mogą ulegać czynnikom morfotycznym, wywołującym zmiany I typu, przeprowadzono przy doświadczeniu drugim dodatkową analizę rozwoju pędów bocznych oraz zmian ich liści. Mianowicie młodym rośli-



fot. T. Krzywacka

Ryc. 19. Różne formy kwiatostanów u roślin, które otrzymały od 4 do 10 przedłużonych nocy (doświadczenie II, 1957 r.), *a* — 4, *b* — 6, *c* — 8, *d* — 10 przedłużonych nocy

Different forms of inflorescences treated with different numbers of prolonged nights, *a* — 4, *b* — 6, *c* — 8, *d* — 10 of prolonged nights

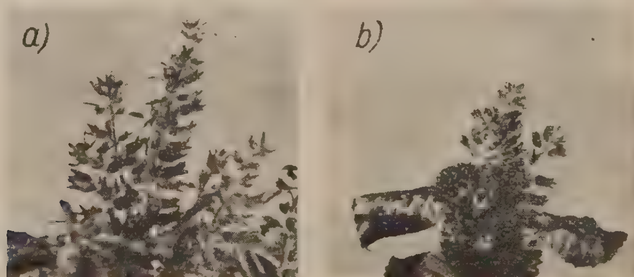


fot. B. Siemaszko

Ryc. 20. Roślina, która otrzymała 20 przedłużonych nocy (kombinacja 10). II typ zmian morfologicznych. Doświadczenie II, 1957 r.

Plant treated with 20 prolonged nights (combination 10). II type of morphological changes. Experiment II, 1957

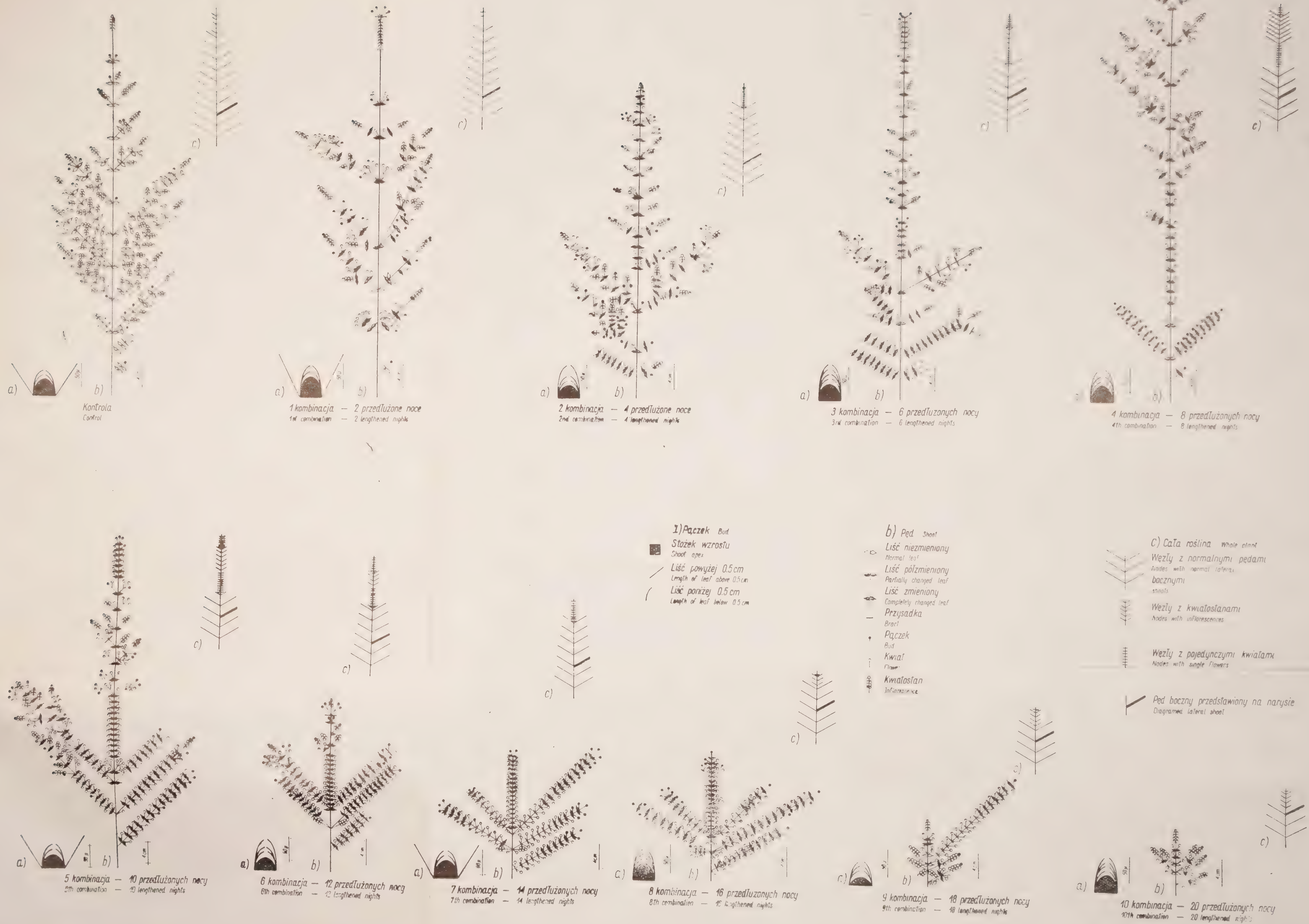
nom wycinano pączki w pachwinach liści po jednej stronie rośliny i przeprowadzano pod lupą ich analizę morfologiczną oraz sporządzano narysy. Analizy morfologiczne bliźniaczych pędów bocznych, które się rozwinęły w tym samym węźle po przeciwnej stronie wyciętego pączka, robiono



fot. T. Krzywacka

Ryc. 21. Kwiatostany roślin zmienionych w II typie: *a* — luźny; *b* — zbity (doświadczenie II, 1957 r.)

Inflorescences from the plants with II type of morphological changes. *a* — loose; *b* — dense (experiment II, 1957)



Ryc. 22. Narysy pędów bocznych trzeciego węzła rośliny kontrolnej i roślin doświadczalnych z dziesięciu kombinacji (doświadczenie II, 1957 r.)
Schemes of the lateral branches from third internode of control plant and of treated plants from ten combinations (experiment II, 1957)

w okresie kwitnienia, zakładając, że naprzeciwległe pędy pachnotki rozwijają się jednakowo. Operację wycinania pączków zastosowano sześciu roślinom z każdej kombinacji w dniu rozpoczynania indukcji. Poza tym w kombinacjach, w których indukcja trwała dłużej, operowano w taki sam sposób nowe rośliny (6 szt.) po 7 dniach, a następnie po 14 dniach indukcji. Pączki te poddawano analizie morfologicznej (mierzono długość największego liścia, liczbę węzłów, liczbę widocznych pod lupą liści oraz mierzono (w mikronach pod lupą) wysokość stożka wzrostu powyżej najmłodszego liścia). Rośliny po tej operacji rosły dalej, normalnie rozwijając pędy z pączków naprzeciwległych wyciętym. Pędy wyrastające z pączków śpiących po stronie operowanej były regularnie uszczykiwane. W okresie kwitnienia poddawano bliźniacze pędy pachwinowe dokładnej analizie morfologicznej, sporządzając ich narysy. W sumie wykonano 126 narysów. Wyniki podano na złożonym wykresie (ryc. 22).

Obok narysów pędów bocznych umieszczono po lewej stronie narysy ich bliźniaczych pączków w chwili rozpoczynania indukcji, a po prawej stronie u góry schemat budowy całej wyrośniętej rośliny. Dla każdego z narysów zastosowano inną skalę.

Ponieważ przedłużanie nocy rozpoczynano równocześnie we wszystkich kombinacjach, a siewki pozostawiono do doświadczenia bardzo równe, pączki analizowane w chwili rozpoczynania indukcji były, jak widzimy, prawie jednakowe. Wpływ sztucznych fotoperiodów zaznaczył się na wzroście, pokroju i morfologii liści w uderzający sposób, inny dla każdej kombinacji.

Z załączonych schematów widzimy wyraźnie, że zmiany pędu bocznego, spowodowane indukcją, są przybliżonym odbiciem zmian całej rośliny. Schematy te pozwalają również ocenić, jak silnym bodźcem jest przedłużanie nocy; już o dwa dni dłuższa lub krótsza indukcja daje w efekcie rzucające się w oczy różnice. Możemy też doskonale uzmysłowić sobie, na czym polega przerastanie roślin (kombinacje 3, 4, 5). Widzimy też, że zmianom pokroju rośliny i morfologii liści towarzyszą głębokie zaburzenia symetrii. Dotyczy to wszystkich kombinacji, ale przede wszystkim roślin zmienionych w I typie.

Uzupełnieniem dla ryciny 22 będą dane cyfrowe zestawione w tabeli 6. Obrazują one rozwój pędów bocznych wyrastających nie tylko z trzeciego (jak na narysach), ale także z pierwszego, drugiego, czwartego, piątego i szóstego węzła. Są to średnie z analizowanych 6 pączków i z 6 do 18 pędów z każdej kombinacji.

Z tabeli 6 (str. 46) widzimy, że pędy boczne, a właściwie pączki w chwili rozpoczynania indukcji były w odpowiadających sobie węzłach wszystkich kombinacji prawie jednakowe. w trzecim znacznie mniejsze.

Tabela 6

Analiza morfologiczna pączków pachwinowych i odpowiadających im pędów bocznych. Pączki wycinane w dniu rozpoczęcia indukcji oraz w 7 i 14 dniu indukcji. Średnie z 6 pączków oraz z 6 i 18 pędów. Indukcję wszystkich roślin rozpoczęto 13.VI.1957 r.

Morphological analysis of lateral buds and corresponding branches. Buds excised on the day of the beginning of induction and in 7 and 14 days of induction. Averages from 6 buds and 6 and 18 branches. Induction of all plants started at 13.6.1957.

węzeł 1 — node 1

		Pączek wycięty 13.VI Bud excised on 13.VI			Pączek wycięty 19.VI Bud excised on 19.VI			Pączek wycięty 26.VI Bud excised on 26.VI			Pęd w czasie kwitnienia Main shoot ao flowering period					
Nr komb. No comb.	Liczba dni indukcji No of days of induction	Długość największego liścia w cm Length of the largest leaf in cm	Ogólna liczba węzłów (wrąz z widocznymi pod lupą) Total no of nodes (with those visible under magnifying glass)	Wysokość stożka wzrostu w μ Height of shoot apex in μ in cm,	Długość największego liścia w cm Length of the largest leaf	Ogólna liczba węzłów (wraz z widocznymi pod lupą) Total no of nodes with those visible under magnifying glass	Wysokość stożka wzrostu w μ Height of shoot apex in μ	Długość największego liścia w cm Length of the largest leaf in cm	Ogólna liczba węzłów (wraz z kwiatowymi widocznymi pod lupą) Total no of nodes with flowers bearing visible under magnifying glass	Wysokość stożka wzrostu w μ Height of shoot apex in μ	Długość pędu w cm Length of schoot in cm	Ogólna liczba liści Total no of leaves	Liczba liści zmienionych No of chanġed leaves	Procent liści zmienionych % of chanġed leaves	Ogólna liczba węzłów na pędzie Total no of nodes on shoot	Liczba bocznych rozgałęzień II rzędu No of lateral branches of II order
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Kontr. Contr.	—	0,7	3,0	42,0	1,3	4,7	40,5	1,4	4,2	60,0	61,0	77,2	—	—	8,6	20,0
1	2	0,7	3,3	40,5	—	—	—	—	—	—	51,3	20,6	12,6	68,3	7,1	12,3
2	4	0,6	2,9	45,0	—	—	—	—	—	—	59,7	92,0	90,0	98,0	15,0	19,3
3	6	0,7	4,2	60,0	—	—	—	—	—	—	33,5	29,4	26,6	83,3	12,0	5,0
4	8	0,8	6,1	39,0	1,1	3,5	67,7	—	—	—	49,3	32,0	32,0	100,0	15,0	12,5
5	10	0,6	3,1	42,0	1,1	3,5	60,0	—	—	—	36,4	47,2	47,2	100,0	12,7	8,1
6	12	0,6	3,5	36,0	0,8	3,2	57,0	—	—	—	24,4	47,8	47,8	100,0	11,3	5,5
7	14	0,7	3,6	48,0	1,6	4,6	60,0	1,6	7,0	64,5	18,8	32,8	32,8	100,0	8,4	6,8

c. d. Tabela 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
8	16	0,7	3,0	39,0	0,8	4,0	52,5	1,2	7,2	75,0	12,3	27,2	27,2	100,0	8,7	2,8
9	18	0,5	3,2	48,0	1,9	5,2	72,0	2,2	9,0	64,5	9,3	15,2	15,2	100,0	5,5	3,7
10	20	0,7	3,5	45,0	1,1	4,0	66,0	1,8	6,7	72,0	8,6	16,2	15,6	93,8	4,6	4,8
węzeł 2 — node 2																
Kontr.	—	0,7	3,7	40,5	2,8	6,6	57,0	4,1	5,5	57,0	66,4	70,4	—	—	8,7	19,6
1	2	0,7	3,3	36,0	—	—	—	—	—	—	51,6	44,0	30,0	68,0	6,6	20,3
2	4	0,7	2,8	60,0	—	—	—	—	—	—	70,0	100,8	100,0	99,0	11,2	17,2
3	6	1,0	3,7	57,0	—	—	—	—	—	—	74,6	99,6	91,6	91,0	13,8	24,0
4	8	0,7	3,3	52,5	2,1	4,6	60,0	—	—	—	62,5	109,4	109,4	100,0	18,3	21,5
5	10	1,0	4,6	49,5	2,4	5,3	66,0	—	—	—	51,2	152,0	152,0	100,0	20,9	17,4
6	12	0,7	3,7	45,0	1,8	4,2	66,0	—	—	—	30,4	94,8	94,8	100,0	12,1	9,7
7	14	1,1	4,5	46,5	3,0	5,8	67,5	4,3	10,7	60,0	31,3	102,8	102,8	100,0	10,5	12,9
8	16	0,8	3,8	52,5	2,0	4,7	75,0	4,2	10,8	64,5	17,2	100,8	100,8	100,0	12,8	7,6
9	18	0,9	3,3	54,0	3,3	6,0	81,0	5,7	12,2	64,5	13,6	48,4	48,2	99,4	7,2	8,1
10	20	0,7	3,8	54,0	2,1	5,5	72,0	4,7	12,0	67,5	11,1	26,4	24,6	77,9	6,6	5,7
węzeł 3 — node 3																
Kontr. Contr.	—	0,3	4,0	40,5	1,5	4,8	45,0	3,8	6,2	69,0	35,6	142,4	—	—	8,6	18,5
1	2	0,3	2,6	67,5	—	—	—	—	—	—	54,6	41,2	38,0	92,2	6,6	14,0
2	4	0,3	3,0	45,0	—	—	—	—	—	—	61,1	113,6	91,6	71,8	11,8	16,4
3	6	0,4	3,6	57,0	—	—	—	—	—	—	61,0	62,0	61,6	99,4	13,4	16,5
4	8	0,3	2,6	54,0	0,9	4,6	84,0	—	—	—	68,5	99,6	99,6	100,0	19,0	20,8
5	10	0,5	3,5	45,0	0,7	4,6	60,0	—	—	—	45,9	120,0	120,0	100,0	25,0	10,9
6	12	0,2	3,0	52,5	0,9	4,4	79,5	—	—	—	25,7	104,6	104,6	100,0	13,0	8,1
7	14	0,6	3,6	60,0	1,2	4,6	94,5	3,5	11,2	84,0	22,8	66,2	66,2	100,0	12,1	7,4
8	16	0,3	3,1	57,0	0,7	5,0	79,5	2,3	9,8	79,5	16,7	94,2	94,1	100,0	14,1	7,9
9	18	0,3	3,4	36,0	1,4	5,8	81,0	3,5	11,7	82,5	12,2	28,6	28,6	100,0	6,9	6,8
10	20	0,3	3,5	49,5	1,0	2,7	60,0	2,7	11,8	60,0	10,8	18,2	16,4	88,3	5,0	5,7

c. d. Tabela 6

węzeł 4 — node 4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Kontr. Contr.	—	—	—	—	0,7	5,3	63,0	2,1	6,0	52,5	53,3	106,6	—	—	7,3	17,0
4	8	—	—	—	0,6	4,0	39,0	—	—	—	23,8	62,0	62,0	100,0	16,0	5,5
5	10	—	—	—	0,3	3,8	60,0	—	—	—	23,5	70,4	70,4	100,0	16,0	4.2
6	12	—	—	—	0,4	3,8	85,5	—	—	—	9,5	27,5	27,5	100,0	4,5	3.5
7	14	—	—	—	0,4	4,6	69,0	1,6	10,5	72,0	17,0	32,6	32,6	100,0	8,4	4,4
8	16	—	—	—	0,3	4,8	70,0	1,0	10,3	55,5	9,9	27,4	27,4	100,0	8,8	3,7
9	18	—	—	—	0,5	5,5	70,5	1,2	11,2	57,0	7,0	9,0	9,0	100,0	4,2	3,3
10	20	—	—	—	0,4	4,6	75,0	2,1	12,0	52,5	7,3	6,0	6,0	100,0	3,4	4,1

węzeł 5 — node 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Kontr. Contr.	—	—	—	—	—	—	—	0,8	5,2	66,0	49,0	53,6	—	—	8,0	18,2
7	14	—	—	—	—	—	—	1,0	11,0	90,0	25,0	33,6	33,6	100,0	11,6	4,0
8	16	—	—	—	—	—	—	0,8	9,5	57,0	8,8	7,6	7,6	100,0	7,2	2,6
9	18	—	—	—	—	—	—	0,6	9,8	60,0	7,8	4,6	4,6	100,0	4,0	3,3
10	20	—	—	—	—	—	—	0,7	10,5	55,5	5,7	2,0	2,0	100,0	2,3	1,8

węzeł 6 — node 6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Kontr Contr	—	—	—	—	—	—	—	0,4	4,7	45,0	—	—	—	—	—	—
7	14	—	—	—	—	—	—	0,5	10,0	72,0	13,0	35,0	35,0	100,0	2,2	2,0
8	16	—	—	—	—	—	—	0,5	9,3	49,5	10,1	24,0	24,0	100,0	10,3	2,2
9	18	—	—	—	—	—	—	0,3	9,6	69,0	7,2	6,0	6,0	100,0	3,7	1,3
10	20	—	—	—	—	—	—	0,3	10,0	55,5	7,4	3,2	3,2	100,0	2,8	1,6

Kiedy w czasie indukcji ukazały się pączki w wyższych węzłach, pobierano z nich także materiał do analiz. Po 7 dniach indukcji w rozwoju pączków bocznych nie zaznaczyły się różnice w stosunku do kontrolnych, natomiast analiza po 14 przedłużonych nocach wykazała, że wszystkie pędy boczne na skutek bodźca fotoperiodycznego rozwinęły blisko dwa razy tyle liści, co odpowiadające im pędy roślin kontrolnych. Różna liczba fotoperiodów odbiła się bardzo wyraźnie na dalszym rozwoju obserwowanych pędów bocznych. W okresie kwitnienia pędy wyrastające z pierwszego węzła były we wszystkich kombinacjach mniejsze od odpowiadających im pędów u roślin kontrolnych, natomiast pędy z węzła drugiego i trzeciego zareagowały na kilkudniową indukcję nieznacznym wydłużeniem (węzeł drugi — kombinacja 2 i 3, węzeł trzeci — kombinacja 2, 3, 4). W dalszych kombinacjach (12 i więcej skróconych dni) pędy boczne we wszystkich węzłach były znacznie krótsze od odpowiadających im pędów roślin kontrolnych. Liczba węzłów podstawowych na tych pędach i liczba ich bocznych rozgałęzień (drugiego stopnia), tak samo jak w pierwszych kombinacjach, była prawie równa, a w niektórych wypadkach (gdy rośliny ulegały najsilniej zmianom I typu) wyraźnie wyższa niż na odpowiednich pędach roślin kontrolnych. Liczba liści tylko w kombinacji drugiej pędu pierwszego i w kombinacji od trzeciej do ósmej pędu drugiego przewyższała liczbę liści u odpowiadających pędów roślin kontrolnych. W wyższych węzłach skrócenie pędu związane z indukcją pociągnęło za sobą znaczne zredukowanie liczby liści. Widzimy więc, że liczba dni indukcji odbija się na rozwoju bocznych pędów podobnie jak na rozwoju całych roślin.

Gdy przyjrzymy się cyfrom ilustrującym zmiany morfologiczne na tabeli 6, to zobaczymy nieco inny obraz niż na tabeli 5 (zmiany liści na całej roślinie). Na pędzie pierwszym wszystkie liście są zmienione od piątej do dziewiątej kombinacji, zaś na pędach drugim i trzecim począwszy od czwartej kombinacji. Pędy boczne zawiązywane przez roślinę już w czasie indukcji (węzeł 4, 5, 6) miały bez wyjątku liście w 100% zmienione. Doświadczenie to wykazało niezbicie, że zmianom podlegają nie tylko liście, których zawiązki były widoczne pod lupą już po zakończeniu indukcji (kombinacja czwarta), ale wszystkie liście młodsze aż do liści ostatniego węzła. Poza tym zaobserwowano, że liście już zupełnie dobrze wykształcone ulegają zmianom morfologicznym nie tylko II, ale częściowo I typu. Takie liście oznaczono na schematach jako półzmienione (lekkie wydłużenie blaszki, rzadsze ząbkowanie, ale unerwienie normalne). Dane do powyższych tabeli brano bezpośrednio z pomiarów, albo zaczerpnięto z narysów sporządzanych przy każdej analizie. Analiza narysów pozwala prześledzić wpływ indukcji fotoperiodycznej na morfologię organów generatywnych. Gdy roślina przystępuje do kwitnienia w pachwinie liścia na

pędzie bocznym, to zależnie od stanu wyjściowego pączka w chwili indukcji albo wyrasta normalny pęd boczny drugiego stopnia, albo tworzy się krótki, normalny, lekko rozluźniony kwiatostan (3—4 węzły liczący) z normalnymi przysadkami. W jednym i w drugim wypadku pęd rośnie nadal wytwarzając w następnych węzłach liście zmienione, w pachwinach których wyrastają pojedyncze kwiatki lub skrócone kwiatostany składające się z 3 do 5 kwiatków. Zmiany powyższe ulegają pewnym odchyleniom zależnie od kombinacji.

DYSKUSJA

Jak już wspominałyśmy we wstępie, zmiany pokroju i kształtu liści pachnotki pod wpływem indukcji fotoperiodycznej były opisywane przez Lejsle (1950). W jego doświadczeniach zmiany morfologiczne wystąpiły dopiero po pięciodniowej indukcji. My obserwowaliśmy zmiany po zastosowaniu zaledwie dwóch przedłużonych nocy. Lejsle wiąże zmiany morfologiczne rośliny z indukcją w okresie stadium świetlnego. Sądzi on. że na skutek przerwania przedłużania nocy przed zakończeniem tego stadium następuje „rozchwianie" cech rozwojowych rośliny, co ma być powodem zmiany jej kształtów. Nie tłumaczyłoby to zupełnie zmian morfologicznych II typu, ale o tych autor nie wspomina. Doświadczenia tu opisywane potwierdziły raz jeszcze, że pachnotka jest rośliną krótkiego dnia i wymaga w warunkach naturalnych przynajmniej 9 godzin ciemności w ciągu doby, aby przejść do reprodukcji. Przy tym aby indukcja długą nocą była skuteczna, roślina musi być w określonym stadium dojrzałości fizjologicznej. Wykazaliśmy, że dla pachnotki ten wiek dojrzałości charakteryzuje się wykształceniem na głównym pędzie sześciu do siedmiu węzłów. W tym wieku przedłużanie nocy do 16 godzin wystarcza, żeby rośliny zahamowały rozwój wegetatywny i przeszły do reprodukcji. Temu zjawisku towarzyszą zmiany morfologiczne II typu opisane dokładnie wcześniej (str. 18 niniejszej pracy).

Jeżeli indukcję fotoperiodyczną rozpoczniemy w wieku młodzieńczym rośliny (iuvenale phase, u pachnotki wiek od 2 do 5 węzłów), to, zależnie od czasu jej trwania, otrzymamy całą gamę reakcji zarówno w morfogenezie (zmiany I typu), jak w rozwoju wegetatywnym i generatywnym rośliny. Jeszcze młodsze rośliny (stadium liścieni i pierwszego węzła) okazały się prawie obojętne na przedłużanie nocy. Możemy więc powiedzieć, że pachnotka (a prawdopodobnie tak samo każda inna roślina) ma pewien wiek, w którym odpowiada na zmianę długości nocy zakłóceniami w rozwoju, w szczególności zmianą kształtów, oraz pewien inny (późniejszy) wiek, w którym ten sam czynnik powoduje gwałtowne zahamowanie wzro-

stu, przyspieszenie rozwoju generatywnego oraz innego typu zmiany morfologiczne.

Wskazywałoby to wszystko na istnienie w organizmie roślinnym trzech różnych grup substancji czynnych współdziałających przy rozwoju: 1. wzrostowych (najlepiej znane: auksyny), 2. morfotycznych oraz 3. generatywnych.

Możemy przypuszczać, że drugie i trzecie z tych czynników mają, tak jak pierwsze, charakter hormonalny i że kiedyś, z czasem, dadzą się wyizolować. Organizm roślinny jest całością, a rozwój jego jest ciągły. Możemy powiedzieć, że uchwycony w jakiejkolwiek chwili stan rozwojowy rośliny jest wypadkową działania co najmniej trzech wyżej wymienionych grup czynników, których aktywność zależy od różnorakich warunków zewnętrznych.

Szczególnie silnie na rozwój rośliny działa długość dobowych okresów światła i ciemności, przy tym największa wrażliwość na fotoperiody każdej z grup czynników wewnętrznych wypada na inny okres rozwoju rośliny.

Proponowane przez Lejsle tłumaczenie zmian morfologicznych bliżej nie określonym „rozchwianiem" organizmu w „stadium świetlnym" wydaje się nam zbyt dużym uproszczeniem tych wielce skomplikowanych procesów i reakcji. W dodatku oba nasze doświadczenia z 1957 r. wskazują na stopniowe narastanie zmian morfologicznych zarówno jeśli chodzi o ich ilość, jak i jakość. Należy więc przypuszczać, że nie mamy tu do czynienia tylko z „rozchwianiem", wynikającym ze zniweczenia substancji kształtotwórczych w wierzchołku wzrostu, ale także z powstawaniem nowych czynnych morfotycznie substancji zmieniających kierunek rozwoju. Tę kwestię uważamy nadal za otwartą.

Jedna rzecz wydaje się w tym wszystkim dziwna. Pachnotka jest rośliną krótkiego dnia, pochodzi z okolic, gdzie dzień letni wynosi około 14 godzin, dlaczego więc skrócenie dnia powoduje u niej tak głębokie zaburzenia rozwojowe? Zmiany te zachodzą przecież równie dobrze przy przedłużaniu nocy już do 12 godzin (I rok doświadczeń), jak i przy nocy 16-godzinnej. Zagadnienia tego nie potrafimy rozstrzygnąć. Może chodzi tu o przedłużanie nocy przy innych warunkach środowiska (intensywność światła, wilgotność) różnych niż ma pachnotka w kraju macierzystym.

Z Lejslem chcemy jeszcze podyskutować na inny temat. Nie możemy zgodzić się z określeniem, że za krótka indukcja przerywa zapoczątkowany proces przechodzenia rośliny do stadium generatywnego. Wszędzie w naszych doświadczeniach zmianom morfologicznym I typu towarzyszy cały czas kwitnienie (skąpe) w pachwinach liści i trwa ono u prze-

rastającej rośliny nieprzerwanie do końca wegetacji, przechodząc w pewnej fazie w normalne drugie kwitnienie równoległe z kwitnieniem roślin kontrolnych. W przeciwieństwie do Lejsle większość wzmianek, odnośnie do zmian morfologicznych w związku z długością dnia, dotyczy zmian określonych przez nas jako II typu (Moszkow 1939; Sen Gupta 1947, *Sesamum orientale;* Witsch i Flügel 1951; Matusiewicz 1953, *Cannabis sativa;* Njouku 1956, *Ipomea coerulea*). Dla nas te nienormalności — dotyczące już uformowanych liści — stoją na drugim planie. Na pierwszy plan wysuwają się zmiany powodowane przez czynniki, które modyfikują kształtowanie się liści w wierzchołku wzrostu. Są to właściwe czynniki morfotyczne, wzbudzające największe zainteresowanie fizjologa. Zmianami rozmiarów liści u poziomki pod wpływem fotoperiodów zajmuje się Arney (1956), zaś zmianami kształtu liści (I typu) u konopi Matusiewicz (1953) i Köhler (1958) — notują oni jedynie fakty nie szukając dla nich wytłumaczenia. My też nie kusimy się o pełne wyjaśnienie. Staramy się możliwie dokładnie poznać warunki fizjologiczne, w jakich kierunek działania czynników morfotycznych ulega zmianom, aby przybliżyć moment uchwycenia i określenia samej natury tych czynników.

Metoda analizy rozwoju pędów bocznych, zaprojektowana przez prof. Teleżyńskiego (o ile nam wiadomo, nie stosowana przed nami), wniosła dużo momentów nowych do naszej pracy. Piszemy o tym szczegółowo w opisie doświadczeń. Tu chcemy zwrócić uwagę na jedno poboczne zjawisko. Mianowicie pędy boczne, wyrastające z dwóch pierwszych węzłów i indukowane w stanie małych pączków przez kilka dni, są pobudzone w swym rozwoju wegetatywnym i dają czasowo dłuższe i bardziej ulistnione pędy niż takież pędy roślin kontrolnych. Z tym samym zjawiskiem spotkaliśmy się w 1955 i 1957 r. w stosunku do całych roślin krótko (10 dni) indukowanych (doświadczenia w Radzikowie). Mamy tu widać do czynienia z ilustracją dość często spotykanego zjawiska biologicznego, że ten bodziec, który przy większym natężeniu działa hamująco na pewne procesy, zastosowany w małej dawce procesy te stymuluje. Mechanizm tego zjawiska w odniesieniu do procesów wzrostu nie został dotąd wyjaśniony. W naszym konkretnym wypadku, prócz wydłużenia bocznych pędów, stwierdziliśmy znaczne zwiększenie liczby liści na tychże młodziutkich pędach (analiza po 14 dniach indukcji). Widocznie pierwszą reakcją na przedłużanie nocy jest stymulacja rozwoju wegetatywnego, a wtórnie dopiero, po zakończeniu indukcji, przychodzi hamowanie wzmagające się proporcjonalnie do liczby dni indukcji.

Mając dokładne dane o stanie pączków bocznych w chwili rozpoczynania indukcji mogliśmy stwierdzić, jakim zmianom ulegają kolejne liście.

Na podstawie obserwacji z lat poprzednich sądziliśmy, że liście już zapoczątkowane mogą ulegać jedynie zmianom II typu — dotyczącym cech drugorzędnych. Okazało się to niesłuszne, gdyż liście już zapoczątkowane na wierzchołku wzrostu (widoczne pod lupą) zmieniają zasadniczo swe kształty pod wpływem bodźca fotoperiodycznego. Jest to wskazówka, że kształt liścia nie jest zdeterminowany w pierwszym okresie jego rozwoju i pod wpływem warunków zewnętrznych może ulegać jeszcze daleko idącym modyfikacjom.

STRESZCZENIE

Na podstawie pięcioletnich doświadczeń nad wpływem okresowego przedłużania nocy na pokrój roślin i kształt liści pachnotki oleistej (*Perilla ocimoides* L.) możemy wyciągnąć następujące wnioski:

1. Pokrój roślin i kształt liści jest w wysokim stopniu uzależniony od długości dziennego oświetlenia we wczesnych okresach rozwojowych rośliny.

2. Rośliny traktowane 6—10 długimi nocami (16 godzin), przy rozpoczynaniu indukcji w stadium (w wieku fizjologicznym) od dwóch do pięciu węzłów, ulegają zmianom I typu. Zmianom tym towarzyszy okresowe zahamowanie wzrostu i przejście do reprodukcji (pierwsze, skąpe kwitnienie). Po kilkunastu dniach następuje ponowna faza rozwoju wegetatywnego (tzw. przerastanie) z dalszym, nieprzerwanym kwitnieniem, które stopniowo przechodzi w tzw. drugie kwitnienie (razem z roślinami nie indukowanymi).

Liście tych roślin są inne niż roślin kontrolnych, a przy tym mają różnorodne kształty. Ogonki liściowe są skrócone i spłaszczone, blaszki niesymetryczne, szerokie lub lancetowate, brzegi blaszek słabiej ząbkowane lub gładkie, unerwienie zamiast pierzastego dłoniaste lub prawie równoległe. Pojedyncze kwiaty lub bardzo skrócone kwiatostany pierwszego kwitnienia występują w pachwinach liści. Kwiatostany drugiego kwitnienia znajdują się na szczytach pędów; są one luźniejsze od normalnych. Przysadki kwiatowe często przerastają osiągając rozmiary średnich liści.

3. W kombinacjach, które były indukowane bardzo krótko (2—4 dni), albo zbyt wcześnie (w stadium jednego węzła), większość roślin nie różni się od kontroli; u niektórych tylko wystąpiły słabe zmiany morfologiczne I typu.

4. Przy indukcji 14-dniowej lub dłuższej, rozpoczynanej w wieku czterech lub więcej węzłów, występuje II typ zmian morfologicznych. Rośliny takie przechodzą definitywnie do reprodukcji i nie rozwijają się dalej wegetatywnie. Przybierają one postać skarłowaciałą. Na szczycie ich pędu rozwijają się normalnie kwiatostany, przy rozwiniętych zaledwie 7—9 parach liści (u nie indukowanych jest ich 15—17 par). Liście tych roślin ulegają wtórnym modyfikacjom, upodabniając się do kserofitów: blaszki ich ciemnieją, grubieją, uwypuklają się ku górze.

5. Przy wzrastającej liczbie fotoperiodów, albo przy równej ich liczbie stosowanej w coraz to późniejszym wieku fizjologicznym, obserwuje się przejście ciągłe od roślin normalnych do przerastających i coraz silniej zmienionych w typie I, następnie stopniowe ustępowanie tych nieprawidłowości i potęgowanie się zmian II typu.

6. Zmianom morfologicznym I typu ulegają liście, które były widoczne pod lupą w momencie rozpoczynania indukcji, oraz wszystkie młodsze liście, których primordia powstały w czasie indukcji lub po jej zakończeniu.

7. Ontogeneza (całkowity rozwój) rośliny jest wypadkową działania trzech grup czynników: wzrostowych, morfotycznych i generatywnych, których ilość i aktywność zależy od różnorakich warunków zewnętrznych. Długość nocy jest jednym z silnie działających czynników środowiska na wszechstronne kształtowanie się rośliny. Największa wrażliwość na zmianę fotoperiodu zaznacza się dla każdego z wymienionych wewnętrznych czynników rozwoju w innym wieku fizjologicznym rośliny.

6. Przypuszcza się istnienie specjalnych substancji kształtotwórczych (morfogenów) w wierzchołku wzrostu, których ilość i jakość (zależna m. in. od długości nocy) w każdym okresie rozwoju osobnika decyduje o jego morfogenezie.

Pragniemy złożyć serdeczne podziękowanie profesorowi Henrykowi Teleżyńskiemu za cenne rady i wskazówki przy projektowaniu, wykonywaniu oraz opracowywaniu doświadczeń z 1957 r.

Dziękujemy również mgr Marii Wisłockiej oraz mgr Nelly Rosiekowej za koleżeńską pomoc w przeprowadzaniu doświadczeń, jak również ob. Alicji Oleksiej za wykonanie prac technicznych.

Laboratorium Fizjologii Rozwoju Roślin
IHAR w Warszawie

(Wpłynęło dn. 20.4.1959 r.)

SUMMARY

In experiments continued for five years the influence of periodic prolongations of nights on the growth habit and the shape of leaves in *Perilla ocimoides L.* was investigated. The conclusions reached are as follows:

1. The growth habit and the shape of leaves depend to a great extent on the length of day to which the plants are exposed in the early stages of growth.

2. Plants treated with six to ten long nights (16 hours) undergo changes of type I when the treatment starts at the stage (the physiological age) of three to five nodes. These changes are accompanied by a temporal inhibition of vegetative growth and the start of reproduction (formation of the first scarce flowers). After about two weeks vegetative growth is reneved; flowering continues all the time but gradually passes into the so-called second flowering stage which coincides with the flowering of the untreated plants.

The leaves of plants submitted to long-night treatment differ from the controls and have various shapes. Petioles are shorter and flattened; the blades are asymmetric, wide or lanceolate; leaf margins are less serrate or entire; and the venation instead of pinnate is palmate or almost parallel. Single flowers or very short inflorescences of the first flowering are formed in the leaf axil. The inflorescences of the second flowering develop at the top of shoots; they are less compact than in normal plants. Flower bracts are often overgrown and equal medium leaves in size.

3. When induction is very short (2—4 days) or begins at a very early stage of growth (at the stage of the first node) the majority of plans do not differ from the controls and only few plants manifest slight morphological changes of type I.

4. After treatment for 14 days and more, started at the age of four or more nodes, the morphological changes are of type II. The plants definitely enter the reproductive stage and vegetative growth is discontinued. Dwarf plants are formed. Normal inflorescences appear at the top of the shoots when only 7—9 pairs of leaves are developed (in untreated plants the number of leaf pairs is 15—17). The leaves undergo secondary modifications and become similar to the leaves of xerophytes; the leaf blades become darker, thicker, and bulge upwards.

5. When the number of photoperiods is increased or when their number is kept constant but induction is applied at a progressively later physiological age, a continuous series is obtained from normal plants to gradually increasing changes of type I and then to receding abnormalities of type I and increasing malformations of type II.

6. The detailed morphological analysis has shown that the development of lateral branch is a very similar replica of the development of the main shoot, which could be explored in future experiments.

7. The morphological changes of type I affect the leaves that were already visible under a magnifying glass at the moment induction started as well as all younger leaves the primordial of wchich have formed in the course of treatment or after it ended.

8. The ontogeny (the full growth) of plants is the resultant of three groups of factors, i.e. the growth, the morphotic, and the generative factors. The number and the activeness of these factors depend on various external conditions. The length of night influences very strongly all the aspects of plant growth. In the case of each of the above mentioned inner growth factors the greatest sensitivity to any changes of photoperiod is manifested at a different physiological age of a plant.

9. The existence of special substances controlling the shape (morphogens) is assumed in the growth apex. The amount and the nature of these substances, depending among other things on the length of night, determines at every developmental stage the morphogenesis of an individual.

LITERATURA

Åberg B., 1943, Physiologische und ökologische Studien über die Pflanżliche Photomorphose, Symb. Bot. Upsal. 8; 1—189.

Arney S. E., 1956, Studies of growth and development in the genus Fragaria. VI. The effect of photoperiod and temperature on leaf size, J. Exp. Bot. 7(19): 65—79.

Ashby E., 1946, Leaf shape and physiological age, Endeavour 5 (17): 18—25.

Garner W. W., and Allard H. A., 1923, Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night, J. Agric. Res. 23 (11): 871—920.

Goebel K., 1908, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen, Leipzig und Berlin.

Köhler D., 1958, Die Entwicklung von *Cannabis sativa* unter dem Einfluss verschiedenen Tageslängen, Physiol. Plant. 11 (2): 249—259.

Krenke M. P., 1957, Regeneracja roślin, PWN, Warszawa.

Lejsle F. F., 1950, Wlijanije swietowowo i tiempieraturnowo faktora na rassielenje rastienij i ich izmienczіwost w swietie stadijnowo razwitja. Soob. I. Morfologiczeskije izmienienja rastienij, swiazannyje s ich razwitjem w usłowjach raznoj dliny dnia, Exper. Botanika (7): 59—77.

Matusiewicz E., 1953, Studia nad fotoperiodyzmem konopi, Pozn. Tow. Przyj. Nauk. Pr. Kom. W. R. i L. 2 (2): 1—81.

Moszkow B., 1939, O minimalnych otrіożkach swieta i tiemnoty wyzywajuszczich uwietienje korotkodnicznych rastienij, D.A.N. SSSR. 22 (7).

Njouku E., 1956, Studies in the Morphogenesis of leaves, The New Phytologist. 55 (1).

Rylska T. i Wisłocka M., 1956, Badania nad fotoperiodyzmem pachnotki (*Perilla ocimoides* L.) I. Znaczenie i zastosowanie praktyczne, Acta Agrobotanica 4: 13—43.

Sen Gupta J. G., 1917, Leaf heteromorphism und Photoperiods in Sesamum orientale L., Nature 160 (4067): 510—511.

Stolwijk J. A. J., 1954, Wave length dependence of photomorphogenesis in plants, Meded. Landbouwhog, Wageningen, 59: 181—244.

Schwabe W. W., 1958, Effects of photoperiod and hormone on isolated rooted leaves of *Kalanchoë blossfeldiana*, Physiol. Plant., 11 (2): 225—240.

Szaferowa-Jentys J., 1955, Wielopostaciowość liści drzew i jej przyczyny. Acta Soc. Botan. Pol. 24 (1): 236—267.

Witsch und Flügel A., 1951. Über photoperiodisch induzierte Endomitose bei *Kalanchoë Bllossfeldiana*, Naturwiss. 38 (6): 138—140.

Zurzycka A., 1956. Badania nad zjawiskiem fotomorfozy u *Aspergillus giganteus* Nehm I, Acta Soc. Botan. Pol. 25 (3): 435—458.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXIX — Nr 1
1960

Genetic studies on the genus *Aquilegia* L.

I. Crosses between *Aquilegia vulgaris* L. and *Aquilegia ecalcarata* Maxim

W. PRAŻMO

From the standpoint of taxonomy the genus *Aquilegia* is very interesting. It belongs to the family of *Ranunculaceae*, one of the most primitive of the angiosperm families, and has a widespread distribution indicative of at least Middle Tertiary origin. In the latest monograph (Munz 1946) of this genus 67 species distributed throughout the temperate zone of Euroasia and North America are described. The species are mainly allopatric. The differences between them consist almost exclusively in the size, shape, proportion, and colour of sepals and petals. Cytologically the genus *Aquilegia* is uniform. The somatic chromosome number of all the species examined so far is 2n=14. The chromosomes are small and on the whole very alike so that the genus is not very convenient for cytological investigations. With regard to geographic distribution, ecological habitats, and above all the structure of flowers the particular species are highly differentiated. The group as a whole is a very typical example of genera with weak or no genetic barriers between the particular species. It has long been known that *Aquilegia* species are easily crossed. Anderson and Schafer (1931) and Skalińska (1928a, 1928b) demonstrated that in the genus a large proportion of F_1 hybrids, even from interspecific crosses between relatively distant species was at least partly fertile, which is an additional source of difficulties in the classification of these species. The genus *Aquilegia* is exceptional in that it combines an extreme morphological and ecological variability with a great facility for interspecific crosses. Differentiation in the genus tended to produce great morphological and ecological distinction without developing coenospecies (Clausen, Keck, and Hiesey 1945), so that the barriers between the particular units have a geographic or ecological rather than a genetic nature. This kind of barriers seems to result from narrow specialization in the structure of flowers adapted to various manners of pollination. From the

results of investigations on the occurrence of interspecific crosses in nature and in horticultural conditions (Anderson and Schafer 1933) Grant (1942) reaches the conclusion that the main mechanism isolating the particular *Aquilegia* species consists in their adaptation to various pollinating agents and in a high degree of ecological differentiation. It seems therefore that, in spite of the considerable ability to produce fertile hybrids from artificial fertilization, cross pollination in natural conditions is relatively rare and so the differences between the species are maintained. Grant is of the opinion that the lack of sterility barriers is characteristic not only for the genus *Aquilegia*, but also for numerous other genera manifesting marked differentiation in the structure of flowers and a narrow adaptation to special pollinating agents, e.g. *Delphinium*, *Phaseolus*, *Antirrhinum* and orchids.

The genus *Aquilegia* can be divided into different groups of species with regard to the structure of flowers reflecting their adaptation to various pollinating agents. In all *Aquilegia* species the flowers have a corolla with the lower part of the petal forming a characteristic tube, tapering at the end and empty in the middle, that grows out of the lobe of the corolla. It is called the spur. The length of the spur differs in various species ranging from a few millimetres to 15 cm. Its shape can also vary from sharply curved through gently bent to straight. The colour of flowers in the particular species is white, blue, violet, purple, yellow, orange, and red. The flowers are either drooping or erect. According to Grant (1952) the genus *Aquilegia* can be divided into five groups or complexes that will now be described.

The *A. ecalcarata* group is probably the most primitive of all the groups in the whole genus. *A. ecalcarata* Maxim. is characterized by drooping purple flowers without spurs and with rather conspicuous petals. Pollination in this species is probably by insects with short mouth-parts, e.g. flies. The species grows in China and in Tibet. Its systematic position is still controversial. According to Drummond and Hutchinson (1920) *A. ecalcarata*, described for the first time in 1902 by Maximowicz, belongs to the separate genus *Semiaquilegia* forming as if a link between the genera *Aquilegia* and *Isopyrum*. The genus *Semiaquilegia* was set up by Makino (1902) who placed in it the species *Isopyrum adoxioides* described by De Candolle, because he believed that it was intermediate between *Isopyrum* and *Aquilegia* and thus deserved an independent generic name. Undoubtedly various traits in the structure of follicles and flowers, in particular the lack of spurs, relate *A. ecalcarata* to the genus *Isopyrum* or to the genus *Semiaquilegia* set up by Makino. Nevertheless, since *A. ecalcarata* gives fertile hybrids in crosses with various *Aqui-*

legia species and in view of the complete infertility of its crosses with *Isopyrum* (Skalińska 1958) it is more correct to include it to the genus *Aquilegia*, though the species must also be related with the genus *Isopyrum* because in cross pollination with *Isopyrum thalictroides* fertilization does take place. Anderson and Schafer (1931) called *A. ecalcarata* a living fossil. In their opinion it represents the original primitive form for the whole genus *Aquilegia* and the forms from which in the course of evolution the other species with various types of spurs adapted to various pollinating agens developed.

The second group, called by Grant the *A. vulgaris* group, covers many species growing over enormous areas stretching from East Asia to Western Europe and in North America. The group is characterized by drooping blue or purple flowers with relatively short curved spurs and rather long petals. The curved spurs, longer than in the first group, reflect the adaptation to pollination by insects with longer mouth-parts e.g. bumblebees and bees.

The third group called *A. alpina* resembles greatly the *A. vulgaris* group and differs from it only by the straight spurs. Its distribution area spreads from Japan through the whole Euroasian continent to Spain and is thus sympatric with the *vulgaris* complex. In so far as the system of pollination is concerned there seems to be no significant differences between the two groups. There are, thus no essential reasons why the two complexes of species should be distinguished as separate groups and it would be far more correct to join the *alpina* with the *vulgaris* complex.

The fourth and the fifth groups, composed of species native to North America, were called by Grant *A. canadensis* and *A. caerulea* respectively. Both groups have very wide distribution areas and include numerous species with many subspecies and varieties. In the *canadensis* group the drooping red-yellow flowers with not very long straight spurs and short petals are adapted to pollination by hummingbirds.

The species of the *caerulea* group have rather large usually yellow flowers with straight or gently bent long spurs. The complex became differentiated in North America and is adapted to pollination by moths.

In view of the above mentioned evidence it seems very likely that the *A. ecalcarata* species constitutes the primitive form for the whole genus, in which the adaptation to various types of pollinating agents developed along different lines. For this reason this species has been selected for crosses with other species belonging to the particular *Aquilegia* groups in order to investigate the genetic nature of the processes of specialization. If it is true that the general trend of evolution in this genus is towards the elongation of the spurs, then the *vulgaris* group seems to be most closely

related to the *ecalcarata* group. Such a supposition is supported, moreover, by the geographic distribution of the two species. The present paper, the first in a series of reports, describes the results obtained by analysing hybrids of *A. vulgaris* x *A. ecalcarata.*

MATERIAL AND METHODS

Plants of two *Aquilegia* species growing in the Botanical Garden in Warsaw, i.e. *A. vulgaris* from Poland and *A. ecalcarata* from China, were self-fertilized in controlled conditions. The offsprings obtained from these "self-fertilized" seeds grew on experimental plots at Skierniewice and flowered on the second year after they had been sown out. The populations of both parental forms proved to be sufficiently homozygous for starting the crosses. *A. ecalcarata* (P_e) was a small plant with small drooping purple flowers, short follicles and no spurs. Its leaves were triangular and bilobate (fig. 3). *A. vulgaris* (P_v) had drooping blue flowers with distinctly curved spurs, rather conspicuous petals, and large follicles; the leaves were double, bilobate.

The setting of seeds when *A. vulgaris* was pollinated with pollen from *A. ecalcarata* and vice versa was almost normal. The germination rate was high and amounted to about 75 per cent. Similarly, numerous seeds, from which the F_2 generation grew out, were obtained without much difficulty from self-pollination of F_1 plants (it is better to repeat the operation more than once), though the fertility of F_1 was distinctly reduced. The seeds obtained from F_1 plants were mixed and sown out into boxes with soil. After germination every young plant was transferred into a separate pot and some weeks later planted out on the experimental plots. Backcrosses were also obtained without any difficulty. The germination rate of F_2 seeds was about 50 per cent.

All measurements of the height of plants, the length of spurs, pollen fertility etc. were made the same year on plants growing on neighbouring plots so as to obtain data of a high comparative value. Since the length of spurs differs according to the age of flowers (Kappert 1944) the spurs were measured, as far as possible, on flowers of the same age, i.e. the next day after the splitting of anthers. For pollen fertility examinations the preparations were stained with aceto-carmine.

For examinations of meiosis in pollen mother cells the buds were treated with Nawaschin's fixative according to Müntzing's modification. The preparations were embedded in paraffin wax, cut into sections 5—6 microns thick, and stained with gentian violet.

RESULTS

A. Cytological analysis

For analysing cytologically *A. vulgaris, A. ecalcarata* and F_1 hybrids 50 PMCs were examined from each of these groups of plants, in every one of the following stages of the first division: metaphase, anaphase, and telophase. In both parental species and in F_1 the haploid number of chro-

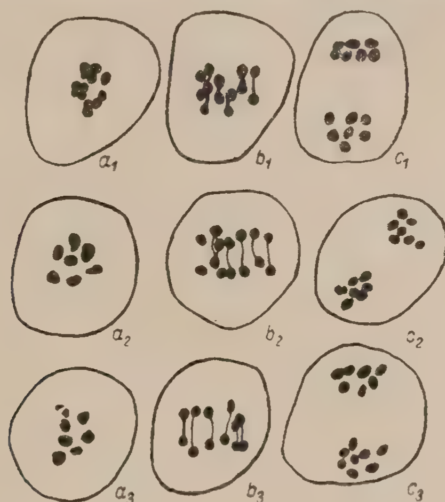


Fig. 1. Meiosis in PMCs of *A. vulgaris* (a_1, b_1, c_1), *A. ecalcarata* (a_2, b_2 c_2), and in the first hybrid generation *A. vulgaris* x *A. ecalcarata* (a_3, b_3, c_3), a_1, a_2, a_3 — first meta-anaphase; b_1, b_2, b_3 — first meta-anaphase; c_1, c_2, c_3 — first telophase

mosomes was n=7. In metaphase there were always only 7 bivalents. The segregation of chromosomes in anaphase was absolutely regular and no abnormalities were observed (fig. 1).

B. The inheritance of traits distinguishing the two parental species

In the genetic analysis of the differences between *A. vulgaris* and *A. ecalcarata* the following traits were measured or estimated:

1. height of plants
2. shape of leaves
3. length of spurs
4. length of the petals of corolla
5. length of sepals of calyx
6. bredth of sepals of calyx

7 colour of flowers
8. length of follicles
9. number of seeds in follicle
10. size of seeds
11. pollen fertility
12. seed fertility.

Moreover, the correlations between some of these traits were examined.

1. Height of plants: The difference in height between *A. vulgaris* and *A. ecalcarata* is considerable. The first hybrid generation was almost

Table 1
Height of plants in cm.

Class values	5	15	25	35	45	55	65	75	85	95	105	115	125	135	N	$\bar{x}$
Pv							1	1	4						6	85
Pe		6													6	20
F_1				1	3	1									5	50
F_2	1	18	34	52	62	44	25	19	8	1					264	50
Pv × F_1					1	1	4	8	14	16	17	8	1		67	102
Pe × F_2	1		1	4	3	4	3	1	1						18	53

exactly intermediate with regard to this trait. In the F_2 population of 264 individuals there were some plants resembling by their height either of the parental species (Table 1). However, the most numerous group consisted

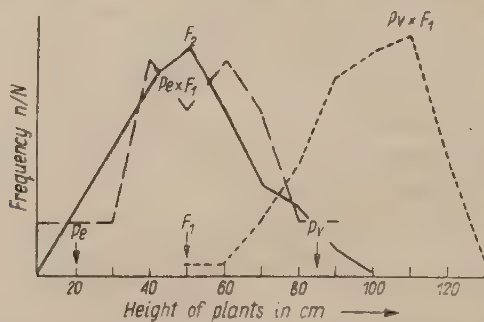


Fig. 2. Curves showing the variation of the height of plants in F_2 and in backcrosses of the hybrid *A. vulgaris* x *A. ecalcarata*

of plants the height of which was approximately the same as in F_1. Moreover, in F_2 there was a transgressive segregation. A marked transgression occurred also in the backcross with *A. vulgaris*. In the backcross with

A. ecalcarata there was some transgression relatively to F_1 but the variation range coincided on the whole with the variation range in F_2 (Fig. 2).

2. Shape of leaves: So far as the vegetative parts are concerned the differences between *Aquilegia* species are very slight. In particular, the leaves of various species are very similar. For this reason the study of the variations in this trait in F_2 was rather difficult. There were no measurable criterions which would permit to divide the segregates into different classes. The variations were very definitely continuous. In the case of *A. vulgaris* and *A. ecalcarata* the leaves differed mainly by the degree of complexity and the size of the leaf blade. In *A. vulgaris* the leaves were large twice odd-pinnate and the leaflets of the 2nd order were tripartite and bilobate. The leaves of the other species were more compound and smaller, they were thrice odd-pinnate and the leaflets of the 3rd order were tripartite and bilobate. It is noteworthy that in natural conditions the leaves of *A. ecalcarata* are doubly tripartite (Munz 1946). In the first hybrid generation the shape of leaves distinctly resembled the ecalcarata type. With regard to shape the leaves in F_2 were divided into 5 classes only (fig. 3). The number of plants in the particular classes is shown in Table 2.

The leaves of the backcross with *A. vulgaris* resembled the leaves of this species. Similarly, in the backcross with *A. ecalcarata* the leaves were of the ecalcarata type. Fig. 3 illustrates the shape of leaves in both parental species, in F_1, and in F_2.

Table 2
Inheritance of leaf's shape

Class	I	II	III	IV	V	N
Pv, Pe, F_1	Pe		F_1		Pv	
F_2	6	12	84	201	27	303
Pv × F_1			9	41	26	76
Pe × F_1	10	5	3			18

3. Length of spurs: The presence or the lack of spurs is the most essential trait distinguishing the two species. The data in Table 3 show the average length of spurs in the two parental species and in F_1 as well as the variation range for this trait in F_2 and in backcrosses. The first hybrid generations was more closely related to *A. vulgaris*, a fact observed already by Anderson and Schafer (1931). The second generation consisted of 202 plants of which 50 had flowers without spurs. This shows very clearly that segregation was monogenic according to the ratio 3:1 (the anticipated numbers were 50.5:151.5). All of the remaining 152 plants had spurs the length of which varied continuously ranging from 3 to 21 mm (fig. 4). In F_2, besides plants of the parental types, individuals



Fig. 3. Basal leaves of *A. vulgaris* — Pv, *A. ecalcarata* — Pe, F_1 and F_2 grouped in five classes

reproducing the trait in the intermediate form were the most numerous. All the plants in the backcross with *A. vulgaris* had spurs and in the backcross with *A. ecalcarata* out of 18 plants 11 had no spurs. This segregation approached the anticipated ratio 1:1, however, in view of the small number of individuals the Mendelian ratio could not be established accurately. It seems that the results of both backcrosses confirm the monogenic character of this trait.

Table 3

Length of spurs in mm.

Medium class value	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	N	$\bar{x}$	$\pm s\bar{x}$	t
Pv																	1	6	2	8	2		1			20	18,3	0,91	2,84
Pe	20																												
F_1														2	2	4	7	4	1							20	15,5	0,28	2,84
F_2	50			1	2	4	4	2	4	6	11	7	17	22	26	22	9	10	4			1				202	16,0*	0,38	2,54
$Pv \times F_1$														2	2	2	4	7	13	11	8	12	3	2	1	67	18,7	0,082	2,66
$Pe \times F_1$	11		1		2	1	1	1	1																	18	5,1*	0,692	3, 9

* Mean $\bar{x}$ for F_2 with $N = 202 - 50 = 152$, for $P_e \times F_1$ with $N = 18 - 11 = 7$

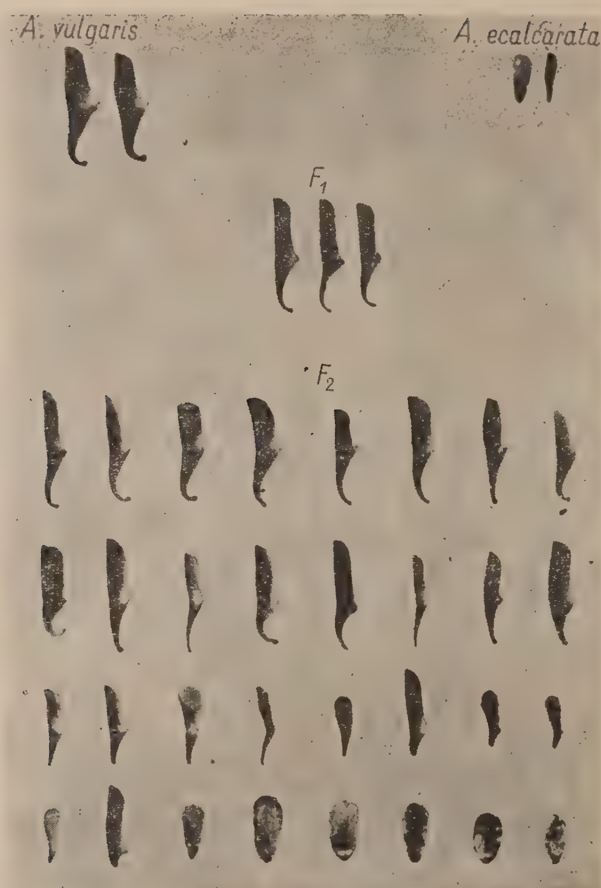


Fig. 4. Photograph showing the petals of the corolla in the parental species, F_1 and F_2. Note the continuous character of the variation in the length of the spured F_2 plants

4. The length of the petals of the corolla: In both parental species the length of the petals was almost the same. Table 4 illustrates the variation range for this trait in *A. vulgaris, A. ecalcarata*, F_1, F_2, and in backcrosses.

The two species must have numerous polymerous genes determining the length of the petal, which was indicated by the considerable transgression in F_2.

5. and 6. The length and breadth of sepals: The behaviour of these traits is shown in Table 5.

The shapes of sepals in the two species differed markedly. To illustrate the differences of shape an index was calculated by dividing the length of sepals by their breadth. The frequency distribution of the values of this

index for both parental species, F_1, F_2, and the backcrosses is shown in Table 6.

Table 4
Length of corollas blade in mm.

Medium class value	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	N	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	t
Pv					1	1	5	13							20	14,4	0,16	2,84
Pe				1		2	7	7	3						20	14,3	0,23	2,84
F_1								5	1	11	3				20	16,5	0,19	2,84
F_2	1	1	5	7	19	36	36	33	34	13	10	4	3		202	14,4	0,15	2,57
Pv$\times F_1$			1		6	22	10	15	10	3					67	12,0	0,31	2,66
Pe$\times F_1$								4	1	2	5	2	2	2	18	13,8	1,07	2,87

In the first hybrid generation the trait had an intermediate value while in the second generation it manifested a typical transgressive segregation. The transgression was very distinct which means that the sepal shape, similarly as the length of the petal, was inherited polygenically.

Table 5
Length and breadth of sepals in mm.

	length			breadth			t
	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	N	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	N	
A. vulgaris	28,0	1,184	20	12,98	0,25	20	2,84
A. ecalcarata	15,5	0,21	20	5,78	0,16	20	2,86
F_1	22,4	0,38	20	9,00	0,29	20	2,84

7. The colour of flowers: The flowers of *A. vulgaris* are violet-blue. In the colour chart according to which the colours were determined (Horticultural Colour Chart I, II) this colour is defined as Campanula violet 37 (corolla) and Aster violet 38 (calyx). *A. ecalcarata* flowers are purple. The colour of the corolla is Lilac purple-o31/2 and of the calyx Pansy violet o33. The colour of the flowers of F_1 plants was intermediate — colour of calyx was Aster violet 38 and of the corolla — Pansy violet o33. Microscopic examinations of the petals indicated that in both species the colour was produced by anthocyanin contained in epidermal and mesophyll cells. Usually anthocyanin was dissolved in cell sap. Besides anthocyanin no other pigment was found. In the F_2 generation, consisting of 262 individuals, 6 had flowers of the same colour as in *A. vulgaris,* 49 had flowers as in *A. ecalcarata*, and the remaining 207 individuals had flowers appro-

Table 6

The values of the coefficient of shape of the sepals

Class value	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1	2,2	2,3	2,4	2,5	2,6	2,7	2,8	2,9	3,0	3,1	3,2	3,3	3,4	3,5	3,6	3,7	3,8	3,9	4,0	N	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	t
Pv				1		6	8	2		1	1															20	2,2	0,036	2,84
Pe						2		1		1	1	1	6	3	2				1	1						20	2,7	0,08	2,84
F_1						1	2	3	4	4	2		3	2												20	2,4	0,006	2,84
F_2			2	3	6	9	12	10	25	22	25	18	16	11	14	8	7	6		3		2		2	1	202	2,6	0,03	2,57
$Pv \times F_1$		2	7	13	8	8	9	12	4	1	1	1	1													67	2,1	0,03	2,66
$Pe \times F_1$						3			3	3	2	2	2	1												18	2,4	0,06	2,87

aching in colour F_1 plants, but diverging in the directions of both parental species.

Table 7
Length of the follicles in mm

Medium class value	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	N	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	t
A. vulgaris														1		5	3	10	1	20	23	0,84	2,84
A. ecalcarata	4	2	6	6	2															20	9	0,43	2,84
F_1					2	8	8	2												20	12,5	0,48	2,84

8. Length of follicles: In *A. ecalcarata* the follicles are shorter than in *A. vulgaris*. The data in Tables 7 and 8 show this trait in the parental species and in F_2. The first generation resembled more *A. ecalcarata* than the other parent. In F_2 segregation was rather pronounced; in the majority of plants the follicle length resembled the length of this organ in F_1 and *A. ecalcarata* plants, but there was not one F_2 plant in which the follicle length even approached the length of follicles of the other parental species. This means that the trait, similarly as the preceeding ones, was determined by several polymerous genes.

Table 8
Length of follicles in mm

Medium class value	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	N	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	t
P_v, P_e, F_1			P_e			F_1											P_v						
F_2		2	11	16	31	32	30	30	10	8	6	1	1							178	12,4	0,15	2,57

9. Number of seeds in follicle: Together with measurements of the follicle length counts were made of the number of well developed seeds, of unfertilized ovules, and of ovules that had been fertilized but did not develop. The total of these counts was considered as the „number of seeds in a follicle". It was found that in shorter follicles of *A. ecalcarata* the number of seeds was smaller. The manner in which this trait was segregated in F_2 as well as its mean values in F_1 and in both parental species are shown in Table 9.

In F_1 individuals the trait was expressed intermediately, while in F_2 its range of variation was wide, so that extreme F_2 individuals had seed numbers either higher than *A. vulgaris* or lower than *A. ecalcarata*. This

Table 9

Number of seeds per follicle

Class value	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	N	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	t
A. vulgaris																				P_v					
A. ecalcarata			P_e																						
F_1										F_1															
F_2	2	5	9	9	14	20	13	21	23	13	15	9	12	5	2	2	1	1	1	1	1	170	25	0,3	2,57

Table 10

Mean length, breadth and size of seeds in parental species, F_1 and F_2

	Length				Breadth				Size			
	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	N	t	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	N	t	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	N	t
A. vulgaris	6,9	0,06	20	2,84	4,0	0,16	20	2,84	28,1	0,42	20	2,84
A. ecalcarata	4,3	0,2	20	2,84	2,6	0,07	20	2,84	11,3	0,28	20	2,84
F_1	6,00	0,07	20	2,84	3,2	0,06	20	2,84	19,2	0,40	20	2,84
F_2	6,00	0,05	415	2,57	3,1	0,03	415	2,57	18,3	0,37	83	2,57

Table 11

Size of seeds (length x breadth) in 83 F_2 plants

Medium class value	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	N	$\bar{x}$	$\pm s_{\bar{x}}$	t
P_v, P_e, F_1		P_e								F_1									P_v				
F_2					3	9	6	11	13	16	12	6	4	1	2					83	18,3	0,37	2,63

result can be explained by assuming that the trait is determined by many different polymerous genes.

10. Size of seeds: Since the size of seeds differed in the two species the manner in which this trait was inherited was investigated. The length and the breadth of the seeds was not measured in millimetres but in the divisions of a scale [1] (Table 10). The majority of the results are given as the product of these values. The distribution of variations in the size of seeds is shown in Table 11.

Figure 5 shows the polygons of variation in the size of seeds in *A. vulgaris* and *A. ecalcarata* as well as in the first and second filial generations of the hybrids between these two species. The segregation in F_2 was of

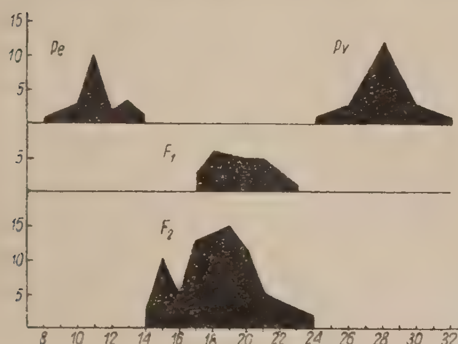


Fig. 5. Polygons of variations of seed size in *A. vulgaris*, *A. ecalcarata*, and in F_1 and F_2 generations of the hybrids between these two species. The figures along the x-axis indicate the size of seeds and along the y-axis the number of individuals

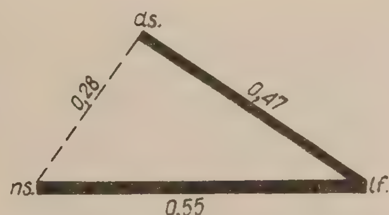


Fig. 6. Triangle illustrating the dependence between the length of follicles — lf, the number of seeds — ns, and the size of seeds — ds. Continuous lines mark the highly significant correlations, broken line the insignificant correlation

the so-called intermediate type, i.e. there were no individuals reproducing either of the parental species. The size of seeds was probably determined by rather numerous polymerous genes.

11. Pollen fertility: In the two parental species pollen fertility was absolutely normal: in *A. vulgaris* it amounted to 96 per cent and in *A. ecalcarata* to 82 per cent. In the first hybrid generation pollen fertility decreased markedly ranging in various preparation from 30 to 50 per cent, average about 42 per cent. In the majority of F_2 plants pollen fertility was the same as in F_1 or somewhat higher, but out of a total of 160 F_2 individuals only in 4 per cent pollen fertility was higher than 80 per cent (Table 12).

[1] One division of the scale equalled 0,3 mm.

The plants from both backcrosses manifested a marked increase of fertility and in the majority of these plants pollen fertility was above 70 per cent.

Table 12
Pollen fertility in %

Class values	0–10	10–20	20–30	30–40	40–50	50–60	60–70	70–80	80–90	90–100	N
A. vulgaris									1	5	6
A. ecalcarata								2	3	1	6
F_1				2	4						6
F_2	2	14	15	29	29	23	22	18	5	3	160
$P_v \times F_1$				1	2	2	11	24	21	16	67
$P_e \times F_1$		1			1	1	2	4	6		15

12. Seed fertility: The rate at which seeds were set in ovaries was defined by examining the follicles. For this purpose a certain number of flowers on the parental, F_1, and F_2 plants was not isolated. When the follicles developed they were opened and the number of ovules as well as the number of well developed seeds was counted using a magnifying glass. Seeds distinctly inhibited in their development were counted together with the completely undeveloped ones. The percentage of normally developed seeds in both parental species was about 75. Seed fertility in F_1 was strongly reduced and amounted only to 19 per cent. The range of variation of seed fertility in F_2 is shown in Table 13.

Table 13
Seed fertility in %

Class values	0–10	10–20	20–30	30–40	40–50	50–60	60–70	70–80	80–90	90–100	N
A. vulgaris						2	2				4
A. ecalcarata					1		2				3
F_1		2	2								4
F_2	33	45	36	29	10	4	2	1			160

In the majority of F_2 plants seed fertility approached seed fertility in F_1. This means that pollen fertility was higher than seed fertility. There was not one plant in F_2 with seed fertility higher than pollen fertility.

Some of the plants in the second hybrid generation were almost completely sterile. The low proportion of developed pollen grains as well as the even lower proportion of fertilized and well developed seeds seem to indicate that in F_1 and more particularly in F_2, in spite of the almost normal course of meiosis, hybrid fertility depended on the co-operation of numerous genes segregating in F_2.

Correlations

The following correlations between various traits were examined:
length of spur and length of the petal of corolla
number of seeds and length of follicle
length of follicle and the size of seeds
number of seeds and the size of seeds
pollen fertility and seed fertility.

Neither in *A. vulgaris* nor in F_1 and F_2 was there any correlation between the length of the spur and the length of the petal. The correlation coefficient for these traits was in *A. vulgaris* $r=0.33$ ($n=100$), in F_1 $r=0.26$ ($n=100$), and in F_2 $r=0.18$ ($n=152$). The correlation coefficient in the backcross with *A. vulgaris* was $r=0.27$ i.e. also in this case the dependence was insignificant.

It was observed that the number of seeds in the long follicles of *A. vulgaris* was relatively high and that the seeds were larger. For this reason the correlation between these traits was examined in F_2.

The correlation coefficient between the length of follicles and the size of seeds was high, i.e. $r=0.477$ ($n=83$). A marked correlation was also noted between the number of the seeds and the follicle length $r=0.555$ ($n=83$). On the other hand there was no significant correlation between the number of seeds and their size ($r=0.28$). The interdependence of these three traits is illustrated by the triangle in fig. 6.

The correlation between pollen and seed fertility in F_2 plants was high. The correlation coefficient $r=0.888$ ($n=160$) seems to indicate that the degeneration of microspores, macrospores, or zygotes was caused by similar factors of a genic or chromosomal nature.

DISCUSSION

All the traits distinguishing the two *Aquilegia* species crossed in this investigation with the exception of the ability to form spurs, have proved to be determined polygenically and are inherited in a more or less continuous manner. The ability to form spurs is a trait of fundamental signi-

fance. It is inherited monogenically and probably appeared as a result of one mutation.

The evolutional role in speciation of rare mutations having large morphological effects, as compared with mutations giving only small effects, has long been a problem of controversy. Some geneticists, as for instance Goldschmidt, believe that various taxonomic units appeared as a result of large mutations essentially altering the structure of an organism or of some organs. However, according to others opinions the large mutations have no major significance and the dominant role in speciation proceses is played by numerous mutations with small cumulative effects; this is indicated by that most of the differences between subspecies and species are segregated in hybrids in a complex fashion which seems to be caused by multiple factors (Tedin 1925, Müntzing 1930). The differences between traits determined by multiple factors must be due to the appearence and the stabilization in a population of numerous small mutations.

It has now been demonstrated by induced mutations that large mutations are possible and can change very essentially the structure of some organs. Spontaneous large mutations have also been reported. Goldschmidt (1940) stresses that in *Drosophila melanogaster* there are mutants without wings or with four instead of the usual normally developed two wings. In systematics such differences are regarded as distinctive not only for genera but even for higher systematic units. Stubbe and Wettstein (1941) described mutations in *Antirrhinum majus* causing gross structural alterations in flowers. The most interesting of these mutations is the transcedens one in which the numer of stamens is reduced from four to two. The mutation resembles the tendency towards a reduced number of stamens apparent in numerous genera of the *Scrophulariaceae* family to which the genus *Antirrhinum* belongs. In this genus (Baur 1924), similarly as in many others, a mutant gene has also been identified which alters the bilabiate zygomorphic corolla normal for this genus into a radially symmetrical corolla characterstic for more primitive genera. Admittedly the above example is not the best that could be chosen to illustrate the evolutional significance of large mutations since the mutant is sterile. Owing to the structural alterations its flowers cannot be pollinated by the insects by which it is normally visited and the stamens are so arranged that the pollen cannot reach the stigmata. Atavistic mutations of this kind give rise to traits that are disharmonious with regard to the other traits of an organism so that such plants will be rapidly eliminated by selection. It seems that mutations can only be stabilized when they affect the development in the latest stage possible for modi-

fying the mature structure in the direction of a selectively favourable shape. If such a large mutation affects an organ that is not highly specialized or one with a more general structure and if it takes place relatively late in the ontogenic development the probability of disorganizing the whole developmental process is smaller and the mutation may start a new specialization. Most probably both the genes with a large phenotypic effect as well the multiple ones, the "polygenes", with small effects have exerted in various plants an essential influence on the formation of new evolutional lines. The relative significance of these two factors has probably changed in various groups. Moreover, these two types of mutations do not represent strictly defined categories but are connected by a continuous series of mutations with intermediate effects.

In the light of the results obtained in this investigation it seems reasonable to assume that in the primitive forms related to *Isopyrum,* in which the nectaries were placed at the base of the petals of the corolla one mutation might have changed the developmental structure of flowers in such a way that spurs with the nectaries at their bottom appeared. A single mutation of this kind probably gave rise to a new type of flowers that from the very beginning were distinctly isolated from the remaining population by the different mechanism of pollination. At the same time the mutant could be adapted to other pollinating agents and thus an isolation barrier developed making less probable crosses with the primitive form from which it arose. This mutation might have started a new evolutional line for the genus *Aquilegia.* The other traits, characteristic for the two investigated species and determined by numerous polymerous and possibly modifying genes, have probably developed as a result of repeated gradual small mutations with an cumulative effect.

There is ample evidence to assum that *A. ecalcarata* is a relict form related to the primitive type original for the whole genus *Aquilegia,* while *A. vulgaris* is undoubtedly a derived though related form. The genetic analysis of the crosses between these two species shows that most of the traits distinguishing the parental forms developed through the accumulation of numerous mutations with small cumulative effects. This refers also to the length and shape of petals and spurs. However, the monogenic nature of the trait consisting in the ability to form spurs seems to indicate that the development of spurred species from plants without spurs might have been determined by one primitive mutation step. Further experiments with crosses between *A. ecalcarata* and species belonging to other groups mentioned at the beginning of this report will perhaps demonstrate in a more convincing manner the nature of speciation processes in the genus *Aquilegia.*

SUMMARY

1. The manner in which specific traits were inherited in the hybrids of *Aquilegia vulgaris* x *A. ecalcarata* were investigated.

2. It was found that both species had the haploid chromosome number n=7 and that in meiosis of F_1 hybrids the conjugation was absolutely normal.

3. F_1 hybrids were only partly fertile (pollen fertility = 42 per cent and seed fertility = 19 per cent).

4. In spite of the partial fertility of F_1 hybrids all the examined traits characterizing the parental species segregated regularly in F_2 and in backcrosses. The majority of the investigated traits, such as the height of plants, the shape of leaves, the length of spurs, the size of petals and sepals, the length of seed follicles, the number and the size of seeds, as well as pollen and seed fertility, manifested in F_2 and in backcrosses a continuous, sometimes transgressive variation reflecting the segregation of numerous polygenic factors.

5. The trait of the absence of spurs in *A. ecalcarata* was recessive with regard to the trait of the presence of spurs in *A. vulgaris*, the difference being monogenic. Of F_2 plants $^3/_4$ had spurs the length of which varied continuously, which means that the development of this organ was influenced not only by the main gene but also by numerous other genes modyfying the length of spurs.

6. In the discussion the part played by the gene determining the formation of spurs in the evolution of the genus *Aquilegia* from the primitive forms without spurs is considered.

I wish to express my very sincere gratitude to Professor W. Gajewski, Head of the Laboratory of Experimental Systematics, Polish Academy of Sciences. under whose guidance this investigation has been carried out.

Department of Genetics
Polish Academy of Sciences,
Laboratory of Experimental Taxonomy
(Entered: 13.5.1959)

REFERENCES

Anderson E. and Schafer B., 1931, Species hybrids in *Aquilegia*, Ann. Bot. 45: 639—646.

Anderson E. and Schafer B., 1933, Vicinism in *Aquilegia vulgaris*, Amer. Nat. 67: 1—3.

Baur E., 1924, Untersuchungen über das Wesen, die Entstehung, und die Vererbung von Rassenunterscheiden bei *Antirrhinum majus*, Bibliotheca Genetica 4: 1—170.

Clausen J., D. D. Keck and W. M. Hiesey, 1945, Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy and autoploidy, with examples from the Madiinae, Carnegie Inst. Washington, Publ. No. 564: 174.

Drummond J. R., and Hutchinson J., 1920, XXIII. — A revision of *Isopyrum (Ranunculaceae)* and its nearer allies, Royal Botanic Gardens Kew. Bulletin of Miscellaneous Information No 5: 145—169.

Goldschmidt R., 1940, The material basis of evolution. New Haven, Yale Univ. Press. 436 pp.

Grant V., 1952, Isolation and hybridization between *Aquilegia formosa* and *A. pubescens*. El Aliso 2: 341—360.

Kappert H., 1944, Untersuchungen über Plamonwirkungen bei *Aquilegia* (Gynodioecie — Heterosis — Gestalt des Sporns), Flora 37.

Makino T., 1902, Observation on the flora of Japan, Jap. Bot. Magazine 16: 119.

Munz P., 1946, *Aquilegia*. The cultivated and wild columbines, Gentes Herbarum 7: 1—150.

Müntzing A., 1930, Outlines to a genetic monograph of *Galeopsis*. Hereditas 13: 185—341.

Skalińska M., 1928a, Sur les causes d'une disjunction non typique des hybrides du genre *Aquilegia*, Acta Soc. Bot. Polon. 5: 141—173.

Skalińska M., 1928b, Études sur la sterilité partielle des hybrides du genre *Aquilegia*, Zeitschr. Ind. Abst. u. Vererbungsl. Suppl. 1343—1372.

Skalińska M., 1958, Seed development after crosses of *Aquilegia* with *Isopyrum*. Studies in plant physiology, Nakladatelství Československé Akademie Ved. Praha.

Stubbe H. and F. von Wettstein, 1941, Über die Bedeutung von Klein- und Grossmutationen in der Evolution, Biol. Zentralbl. 61: 265—297.

Tedin O., 1925, Vererbung. Variation. und Systematik in der Gattung Camelina. Hereditas 6: 275—386.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXIX — Nr 1
1960

Spontaneous Polyploidization in *Rumex* Hybrids

Z. ŚWIETLIŃSKA

The occurrence of polyploid forms in the subgenus *Acetosa* of the genus *Rumex* has long been known. The problem has been studied mainly by Japanese workers. Tri- and tetraploid forms found in natural conditions have been described by Ono (1935). Among the progeny of such plants there were individuals with a chromosome number amounting to 50 (in the subgenus *Acetosa* all species are dioecious their diploid chromosome number being 2n=14 in females and 2n=15 in males). Yamamoto (1938) lists numerous polyploids found in the course of his own investigations and reported by other workers.

The data in the literature indicate that within the subgenus *Acetosa* polyploidy is a rather frequent occurrence in natural conditions. However, there has been no investigation on the mechanism underlying the multiplication of the chromosome number of normally diploid sorrel species or on the causes of this increase. The workers mentioned above always started their experiments with polyploid plants and by appropriate crosses obtained derived forms with varying chromosome numbers.

In the course of an investigation on cytogentic relations between three species from the subgenus *Acetosa* growing in Poland — i.e. *R. acetosa*, *R. thyrsiflorus*, and *R. arifolius* — spontaneous polyploidy developing in some interspecific hybrids has been observed.

During experiments, in which various populations of the three above mentioned sorrel species were crossed, in the case of crosses between definite populations of *R. thyrsiflorus* and *R. acetosa* characteristic disturbances of meiosis occurred in F_1 causing the multiplication of the chromosome number in the F_2 generation. The problem arose as a side issue in an investigation centred on other questions and for this reason it has not been studied in all details. Nevertheless, the data assembled up to now throw some light on the nature of the processes causing polyploidy in the genus *Rumex* and have thus been thought to deserve a preliminary report.

MATERIAL AND METHODS

The original material consisted of plants collected from natural habitats and grown under uniform conditions on experimental plots at Skierniewice. The hybrids were obtained by crossing previously isolated individuals of the particular species.

The cytological examinations were made on fixed preparations. Root tips were fixed with Navashin's method according to Müntzing's modification. Frequently before fixing the preparations were treated with 8-oxyquinoline according to Levan's method. The thickness of the microtome sections was 12—17 μ. The buds for examinations of meiosis were fixed in Navashin's fluid with previous treatment for 5—10 minutes in Carnoy's solution. The thickness of sections was 14—17 μ. The preparations were stained with crystal violet according to Newton.

The parental species

1. *Rumex acetosa* — The plants were collected from a damp meadow in the Białystok region. The composition of chromosome sets was 2X+12A in female individuals and X+2Y+12A in male individuals. The X-chromo-

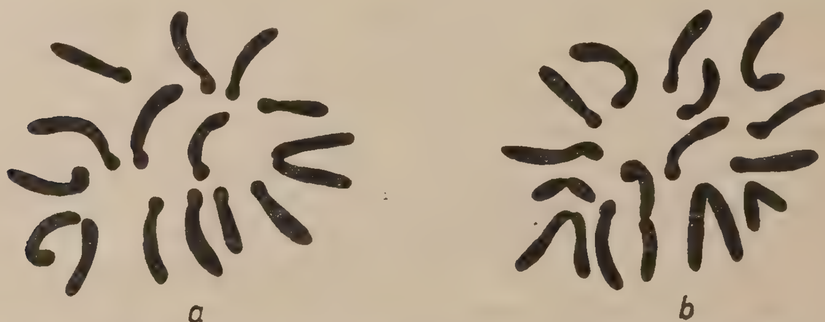


Fig. 1. Metaphasal plates from root tip cells. *a* — *R. acetosa*, female plant, 2n = 14; *b* — *R. thyrsiflorus*, male plant, 2n = 15 × 2700

somes were with median constriction and the longest in the set; the Y-chromosomes were also with two arms but somewhat shorter. All the autosomes were rodshaped, had subterminal centromeres, and belonged to type i* (fig. 1.a.).

The course of meiosis in microsporogenesis was on the whole regular.

* Kihara and Yamamoto (1931) established that the set of autosomes in the subgenus Acetosa consisted of four types of chromosomes: type i — rodshaped with subterminal centromere; type v — short, with almost median centromere; type j — 2-armed with one arm much shorter; and type T — rodshaped with satellites.

In diakinesis there were six bivalents and one trivalent formed of sex chromosomes (fig. 2.a.). Chromatin bridges formed because of difficulties in the separation of bivalents were sometimes visible in anaphase I (fig. 2.b, c). undivided bivalents were also frequent (fig. 2.d). In anaphse the Y —

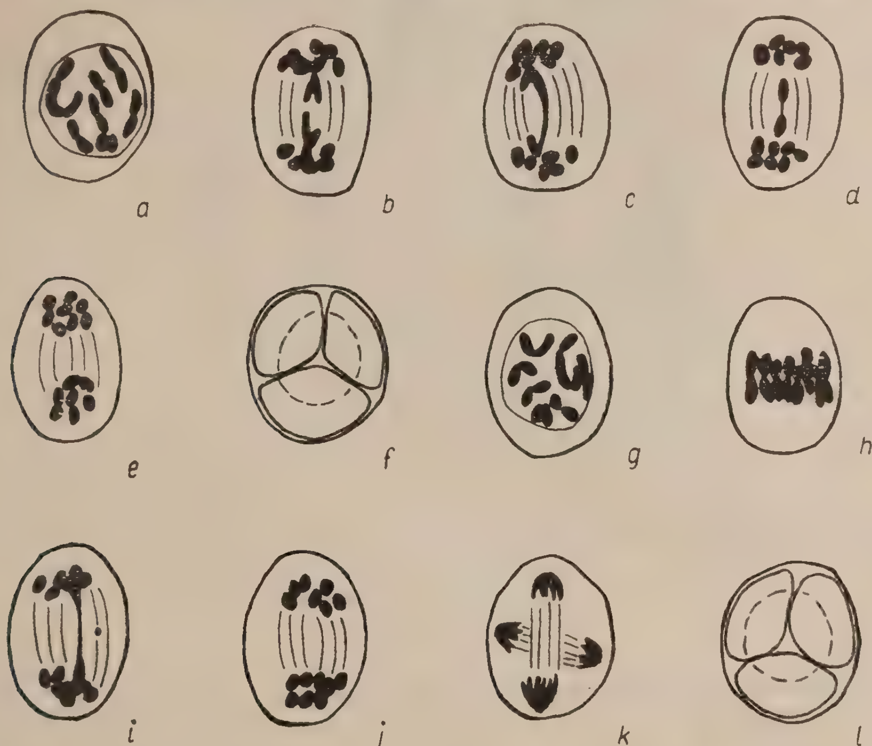


Fig. 2. Meiosis in PMCs, *a—f* — *R. acetosa: a* — diakinesis, *b—e* — anaphase I, *f* — tetrad; *g—l* — *R. thyrsiflorus: g* — diakinesis, *h* — metaphase I, *i, j* — anaphase I, *k* — anaphase II, *l* — tetrad. × 1200

chromosomes moved to one pole and the X-chromosome to the other, consequently in each anaphase group there were either 7 or 8 chromosomes (fig. 2.e). After the second meiotic division regular tetrads were formed (fig. 2.f).

The proportion of fertile pollen grains in preparations of mature pollen stained with aceto-carmine was 94 to 98 per cent.

2. *Rumex thyrsiflorus* — The plants of this species had been collected on flood dams along the Vistula near Puławy. In the autosome set, besides the rodshaped chromosomes with subterminal centromeres (type i), there were also two pairs of 2-armed chromosomes, one short with median centromere (type v), the other longer (type j), with arms of different length (fig. 1.b. and plate I_1).

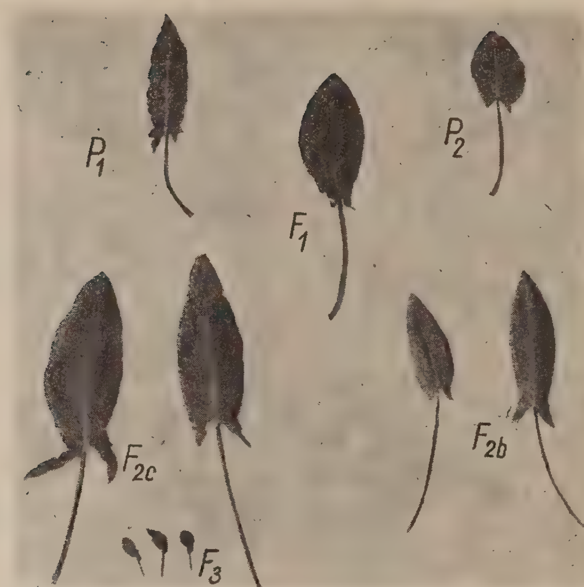


Fig. 3. Leaves: P_1 — *R. thyrsiflorus*, P_2 — *R. acetosa*, F_1—F_1 — hybrid (*R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*), F_2 b — polyploid F_2 hybrid (*R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*) F_2 b — diploid F_2 hybrid (*R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*), F_3 — polyploid F_3 hybrid (*R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*)

The course of microsporogenesis was similar as in *R. acetosa* (fig. 2g-l). In anaphase I there were chromatin bridges and undivided bivalents. Moreover, in a few cells inversion bridges with acentric fragments were formed (fig. 2.i). Pollen fertility was about 97 per cent.

Morphologically the two species differed greatly. In *R. acetosa* (fig. 3.P_2) the leaves were wider, thinner, and less pointed at the base than in *R. thyrsiflorus* (fig. 3.P_1). In *R. acetosa* the branching of the inflorescence was simple, while in *R. thyrsiflorus* it was compound and more compact. The former species flowers in the second half of May and the latter in the second half of June, so that the flowering times of the two species did not coincide.

The first hybrid generation (F_1)

The first hybrid generation was obtained from the cross:

♀ *R. thyrsiflorus* (No. 46) * x ♂ *R. acetosa* (No. 3)

The seeds from interspecific pollination for F_1 were set abundantly.

* The figures indicate the numbers of individuals.

The germination rate of these seeds was nearly 80 per cent. The F_1 population was very uniform and morphologically intermediate, but manifested a marked heterosis with regard to the parental species (fig. 3.F_1). For

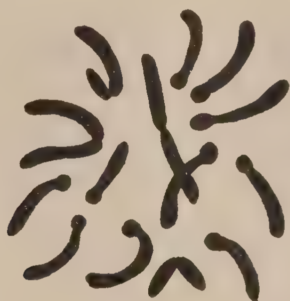


Fig. 4. Metaphasal plate from root tip cell in F_1 hybrid (*R. thryrsiflorus* x *R. acetosa*), female plant 2n=14. x 2700

instance the average height of stems was 127 cm. in *R. thyrsiflorus*, 88.4 cm. in *R. acetosa*, and 146 cm. in F_1 hybrid.

In the root tips the chromosome number was diploid (fig. 4). The karyotype was as follows:

$$\left.\begin{array}{r} \text{♀ } 2X \\ \text{♂ } X+2Y \end{array}\right\} + j + v + 10i.$$

This means that the F_1 hybrids received one chromosome each from every autosome pair of the two parental species.

Microsporogenesis was examined in four male individuals.

Plants No. 2 and 15: — In metaphase I rare isolated univalents were lying outside the plate (fig. 5.a) and, on the whole, in spite of the presence of the heteromorphic chromosome pair (v + j) conjugation was regular. Undivided bivalents (fig. 5.b) and chromatin bridges were frequently seen in anaphase I, (fig. 5.c), but even so the separation of chromosomes was usually regular. In anaphase groups there were 7 and 8 chromosomes (fig. 5.d). The second meiotic division usually proceeded normally (fig. 5.e), thongh sometimes there were chromosomes outside the plate (fig. 5.f). The appearance of the tetrads was normal. Pollen fertility vadier over a wide range. In some buds the percentage of seemingly fertile pollen grains could amount to 80, while in most buds of the same plant no normally developed grains were found.

Plants No. 16 and 29 — The conjugation during diakinesis was normal (fig. 5.g), but rare single univalents also occurred in anaphase I, besides

the chromatin bridges observed in the parental species (fig. 5.h), a high proportion of cells had bridges with acentric fragments, (fig. 5.i, j and plate I_4). Undivided bivalents were frequently seen in the spindle and



Fig. 5. Meiosis in PMC's in F_1 hybrids (*R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*), *a—f* — plant No 2: *a* — metaphase I, *b—d* — anaphase I, *e—f* — metaphase II: *g—o* — plant No. 16: *g* — diakinesis, *h—l* — anaphase I, *m—o* — diads. × 1200

they sometimes moved to one of the cell poles (fig. 5.k). During anaphase I the chromosomes were divided into groups of 7 and 8 (fig. 5.l and plate I_5), but possibly in some cases undivided bivalents were also included in one of the anaphase groups (fig. 5.k).

More serious disturbance occurred in the second meiotic division. Cytokinesis took place directly after the end of the first meiotic division and as a result two daughter cells — i.e. dyads — were formed (fig. 5 m-o and plate I_6). The chromatin threads in the nuclei of the dyads were dedifferentiated and dyads either divided into two pollen grains or degenerated. The formation of tetrads was observed in neither of these two plants. This means that the second meiotic division was completely abolished. Thus, if the separation of chromosomes in anaphase I and the division of chromatids in the nuclei of the dyads were normal, the unreduced chromosome number in the resulting gametes would be 14 or 16.

Pollen fertility in the two individuals varied over a wide range. In some buds seemingly fertile pollen grains amounted to 90 per cent. These pollen grains were much larger than the pollen in the parental species. However, in most buds there were only a few large, seemingly fertile pollen grains, while the great majority were undeveloped and completely plasmolysed.

The second hybrid generation (F_2)

Because of the reduced fertility of male F_1 plants pollination for obtaining the F_2 generation was carried out in various combinations and the progeny of each parent pair was studied separately.

Pollination for the F_2 generation:

No 14 × ♂ No 16	seeds did not germinate		
17 × 16	,, ,, ,,		
12 × 16	germination rate	81.2%;	104 plants survived
12 × 15	,, ,,	75.9%;	124 ,, ,,
12 × 8	,, ,,	56.7%;	179 ,, ,,

In the first and the second combinations there must have been some kind of antagonism between the parent plants making impossible the development of embryos and the germination of seeds.

F_2 progeny (12 x 16)

In this F_2 progeny about half of the seedlings manifested developmental disturbances already in the cotyledon stage. The cotyledons of such seedlings were small, thick, and frequently dis- or trisected; in some the growing points of stems and roots withered and the plants perished. The plants that survived developed normally and manifested much vigour. The leaves were large, thick, and frequently asymmetrical (fig. 3. F_2c); their shape as well as the shape of the inflorescence rather resembled

R. thyrsiflorus. In the progeny of 104 individuals only four plants were male and one was monoecious.

The somatic chromosome number was counted in 9 female plants. All these plants proved to be polyploids, but in the plates the chromosomes were so crowded that it was impossible to establish exactely their number and their morphology. In one plant 25 chromosomes were counted (fig. 6 and plate I_2) and in others the chromosome number was estimated at 24—27. Similar chromosome numbers were found in meiosis of the four male individuals. Since all the 13 examined plants had a polyploid

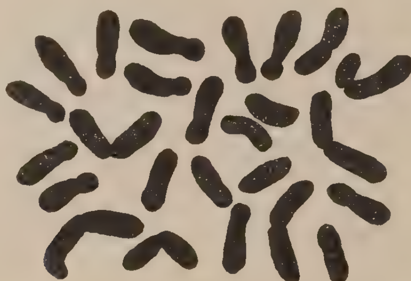


Fig. 6. Metaphasal plate from root tip cell F_2 hybrid *R. thyrsiflorus* × *R. acetosa* (12×16), female plant 2n = 25. × 2700

chromosome number and in view of the obvious morphological uniformity of all this F_2 progeny, the supposition that the whole population consisted of polyploid forms seems fully justified.

The production of unreduced gametes by the male F_1 parent and the supposed lack of disturbance in macrosporogenesis led to the conclusion that the expected chromosome number in F_2 plants should have been triploid according to the following pattern:

♂ / ♀	Normal meiosis		Abolished second meiotic division	
	X + 6A	2Y + 6A	2X + 12A	4Y + 12A
normal meiosis X + 6A	2X + 12A ♀ 2n = 14	X + 2Y + 12A ♂ 2n = 15	3X + 18A ♀ 2n = 21	X + 4Y + 18A ♂ 2n = 23

The occurrence in F_2 of chromosome numbers higher than triploid and lower than tetraploid is difficult to understand. The simplest explanation seems to be that in the male F_1 individuals the chromosomes were segregated irregulary during anaphase I. This supposition may be supported

to some extent by the presence of undivided bivalents which sometimes might possibly move to one of the poles. If such was the case, the additional assumption should be made that only the gametes with the extra



Fig. 7. Meiosis in PMC's of F_2 hybrid *R. thyrsiflorus* × *R. acetosa* (12×16), plant No. 6: *a—c* — anaphase I, *d* — diad, *e* — tetrads, *f* — triad, *g* — pentad, × 1200; *h* — pollen grains, × 300, explanation in text p. 89 × 300

chromosomes were capable of fertilization. However, since the chromosome number in F_2 has not been established exactly in a large number of individuals the above supposition has no major significance.

Meiosis was analysed in all four polyploid individuals.

Plant No. 6 — Analyses of diakinesis were made very difficult by the numerous chromosomes. Besides bi- and trivalents, and figures difficult to recognize, some univalents were present both in diakinesis and in anaphase I.

The proportion of undivided bivalents and of chromatin bridges in anaphase I was high (fig. 7.a, b and plate $I_{7,8}$). The number of chromosomes on each of the poles after the parting of chromosomes in anaphase I was about 11—14 (fig. 7.c and plate I_9).

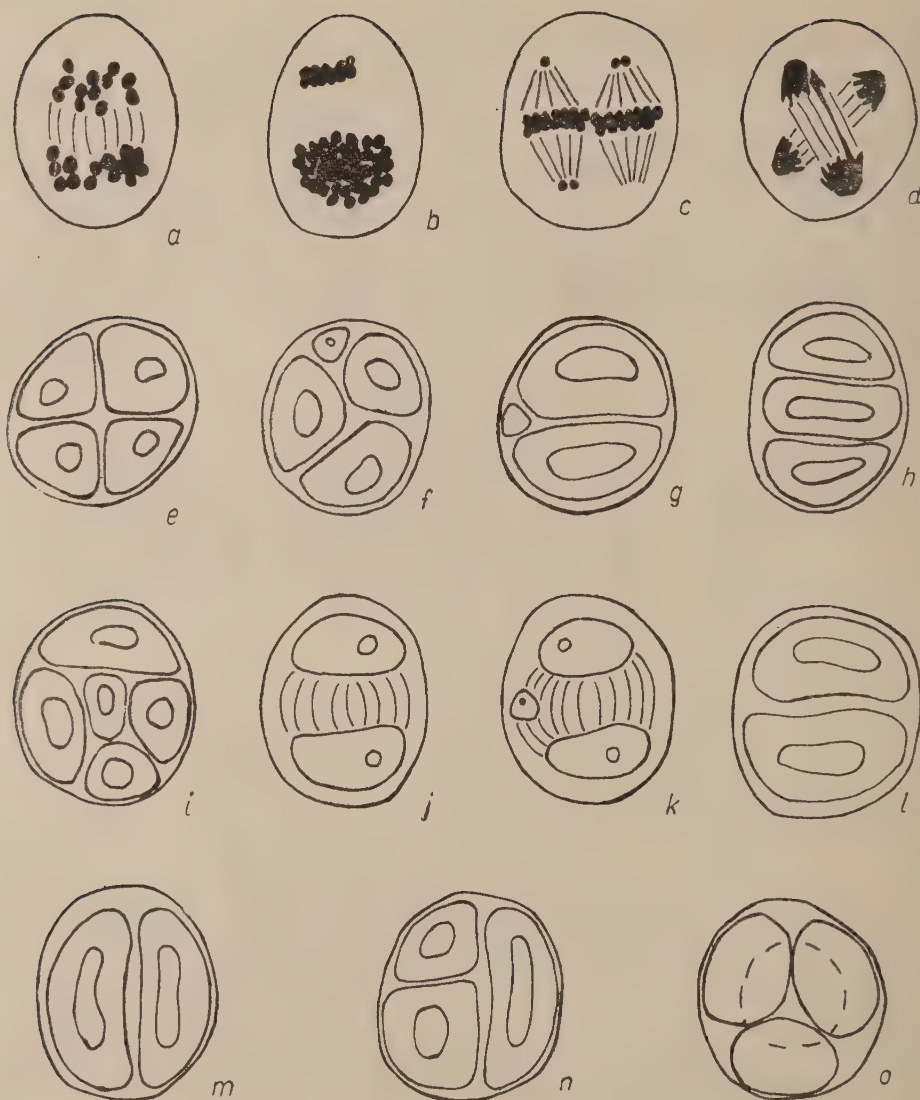


Fig. 8. Meiosis in PMC's of F_2 hybrid *R. thyrsiflorus* × *R. acetosa* (12×16), *a*—*i* — plant No. 7: *a* — anaphase I, *b*—*c* — metaphase II, *d* — anaphase II, *e*—*f* — tetrads, *g* — diad, *h* — triad, *i* — pentad; *j*—*l* — plant No. 21: formation of diad, explanation in text p. 89; *m*—*o* — plant No. 48: *m* — diad, *n* — triad, *o* — tetrad. × 1200

The second meiotic division was disturbed by the formation of dyads immediately after the first division (fig. 7.d and plate I_{10}). In some buds triads, tetrads, and even pentads were also found (fig. 8.e-g), but the process of their formation has not heen observed.

No normally developed pollen grains have been found in aceto-carmine preparations. The pollen grains differed in size. their content was completely plasmolysed, and their shape was frequently irregular. Sometimes two or three pollen grains were not separated by membranes and formed one whole (fig. 7.h).

In female individuals pollinated with the pollen of this plant no seeds were set.

Plant No. 7 — The first meiotic division proceeded similarly as in plant No. 6. The parting of chromosomes to the poles in anaphase I was regular (fig. 8.a). Sometimes, however. owing to disturbances in meiosis the chromosomes in one of the plates in metaphase II were more numerous than on the other (fig. 8.b). The course of the second meiotic division differed in various buds. The successive stages of the second division were observed in numerous preparations. In metaphase II there were sometimes chromosomes not included in the plates (fig. 8.c) and in anaphase II chromatin bridges were noted (fig. 8.d). In such buds tetrads were the end product of meiosis (fig. 8.e, f). In a few buds of this plants dyads, triads, and even pentads were formed (fig. 8.g,i).

The pollen of this plant was completely abortive and female plants pollinated with it did not set seeds.

Plant No. 21 — The first meiotic division led to the formation of dyads (fig. 8.j-l) which either degenerated or formed pollen grains. The formation of tetrads was not observed. The pollen of this plant frequently consisted of two or three grains partly joined together similarly as in plant No. 6. The number of seemingly fertile pollen grains amounted in some plants to about 50 per cent. Female plants pollinated with the pollen of plant No. 21 developed large well formed seeds, but the fertility of the plants, as compared to F_1, was markedly reduced.

Plant No. 48 — The course of meiosis was here similar as in plant No. 21. Dyads were usually formed in large numbers (fig. 8.m), but in some buds there were triads (fig. 8.n) and normal tetrads (fig. 8.o). The pollen grains were large and well developed, though sometimes they consisted of dyads, were degenerated and plasmolysed. The percentage of seemingly fertile pollen grains in some buds amounted to 50. Female plants pollinated with the pollen of this plant developed large well formed seeds, but the seeds were few.

The monoecious plant was completely sterile. Meiosis was probably inhibited already in the course of microsporogenesis at the stage of diakinesis. since later stages of division were not observed.

All freely pollinated female plants developed large but very few and usually empty seeds.

F_2 progenies (12 x 8) and (12 x 15)

The F_2 seedlings of these progenies (280 individuals) developed normally (see leaves fig. 3. F_2b). The segregation of morphological traits characteristic for the two parental species was strongly marked. The somatic chromosome number in the 12 plants examined was diploid. This was the anticipated chromosome number since the course of meiosis in the male F_1 plants No. 8 and 15 had been normal. Moreover, in the female F_1 plants normal haploid gametes must have been produced, because the female plant No. 12 gave a diploid progeny after pollination with pollen from male plants with regular meiosis. The two F_2 progenies now considered differed only by the proportion of male individuals. In F_2 (12x8) out of 160 plants 25 were male individuals and in F_2 (12x15) there were only 4 male plants in a population of 120.

The course of meiosis during microsporogenesis was examined only on smears with aceto-carmine. It is of interest that also in this F_2 progeny

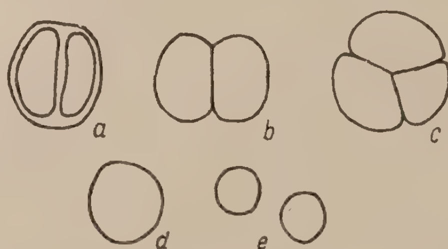


Fig. 9. Pollen grains in F_2 hybrid *R. thyrsiflorus* × *R. acetosa* (12×8) and (13×15). Explanation in text p. 90×300

dyads were formed in some individuals after the first meiotic division, although the trait had not been manifested by the F_1 male parents. Most of the dyads degenerated (fig. 9.a), but sometimes they developed into large well formed pollen grains (fig. 9.d), which in some cases remained joined in pairs retaining the original arrangement of the dyads (fig. 9.b). In some plants the tendency not to separate was displayed also by pollen grains developed from tetrads. Such tetrads had then the appearance of enormous pollen grains but on closer examination the walls separating the particular grains were visible (fig. 9.c). Finally, in this progeny there was also a certain proportion of pollen grains that were smaller and these probably had developed from normal tetrads (fig. 9.e).

Out of 30 male plants 17 produced seemingly normal pollen the fertility of which ranged 30 to 75 per cent. Ten plants produced, besides normal

pollen, also pollen grains in the form of dyads or tedrads and single very large grains. In these ten plants the proportion of seemingly fertile pollen ranged 5 to 80 per cent. In the three remaining plants the very few pollen grains were all completely degenerated.

The feritility of the female plants in this F_2 population is still unknown since controlled pollinations for obtaining the F_3 generation have not as yet been carried out. The female individuals which flowered on the first year after sowing out (none of the male plants flowered in that year) developed seeds from free pollination, but the seeds were very few and malformed, which seems to indicate that their fertility was greatly reduced.

The third hybrid generation (F_3)

The third hybrid generation was obtained from the F_2 progeny (12 × 16). Owing to the high sterility of F_2 plants the seeds for F_3 were obtained only from the following crosses:

F_2 ♀ No 29 ×	♂ No 21,	240	seeds	of	which	52	germinated
56 ×	21,	10	,,	,,	,,	3	..
29 ×	48,	11	,,	,,	,,	4	..
44 ×	48,	60	,,	,,	,,	4	..

All the seedlings of the third hybrid generation manifested pronounced developmental anomalies. All the cotyledons were small, thick, dis- or



Fig. 10. Metaphasal plate from root tip cell of F_3 hybrid, $2n = 41$ × 2700

trisected, and had a very irregular shape. The few leaves which developed were very small, thick, and strongly deformed (fig. 3. F_3). The plants perished without forming flower shoots.

In four plants of this F_3 progeny it was possible to examine a few mitotic plates. One plant had 41 chromosomes (fig. 10) and one about 40. In the other two plants the chromosome number was estimated at 26—27 and 35—37. This means that in the third hybrid generation as compared to F_2 a further increase of the chromosome number had occurred. However, cytological examinations in F_3 as well as in F_2 were insufficient to analyse fully this process. Observations lead only to the conclusion that in F_2, similarly as in F_1, functional male gametes must have been unreduced. The property of producing unreduced gametes, consisting in the abolishment of the second meiotic division, was thus transferred from F_1 to F_2. The first stage of the process led to the appearance of the polyploid F_2 generation manifesting much vegetative vigour and fertility strongly reduced with regard to the parental species or the F_1 hybrids. The next stage of the polyploidization caused a further increase of the chromosome number in the F_3 generation, but the plants were very weak and actually non-viable.

Backrosses

Because of the differences in the time of flowering only backcrosses with *R. thyrsiflorus* were possible. The backrosses were as follows:

♀ *R. thyrsiflorus* No. 46 × ♂ F_1 No. 8
♀ *R. thyrsiflorus* No. 46 × ♂ F_1 No. 15
♀ F_1 No. 12 × ♂ *R. thyrsiflorus* No. 43.

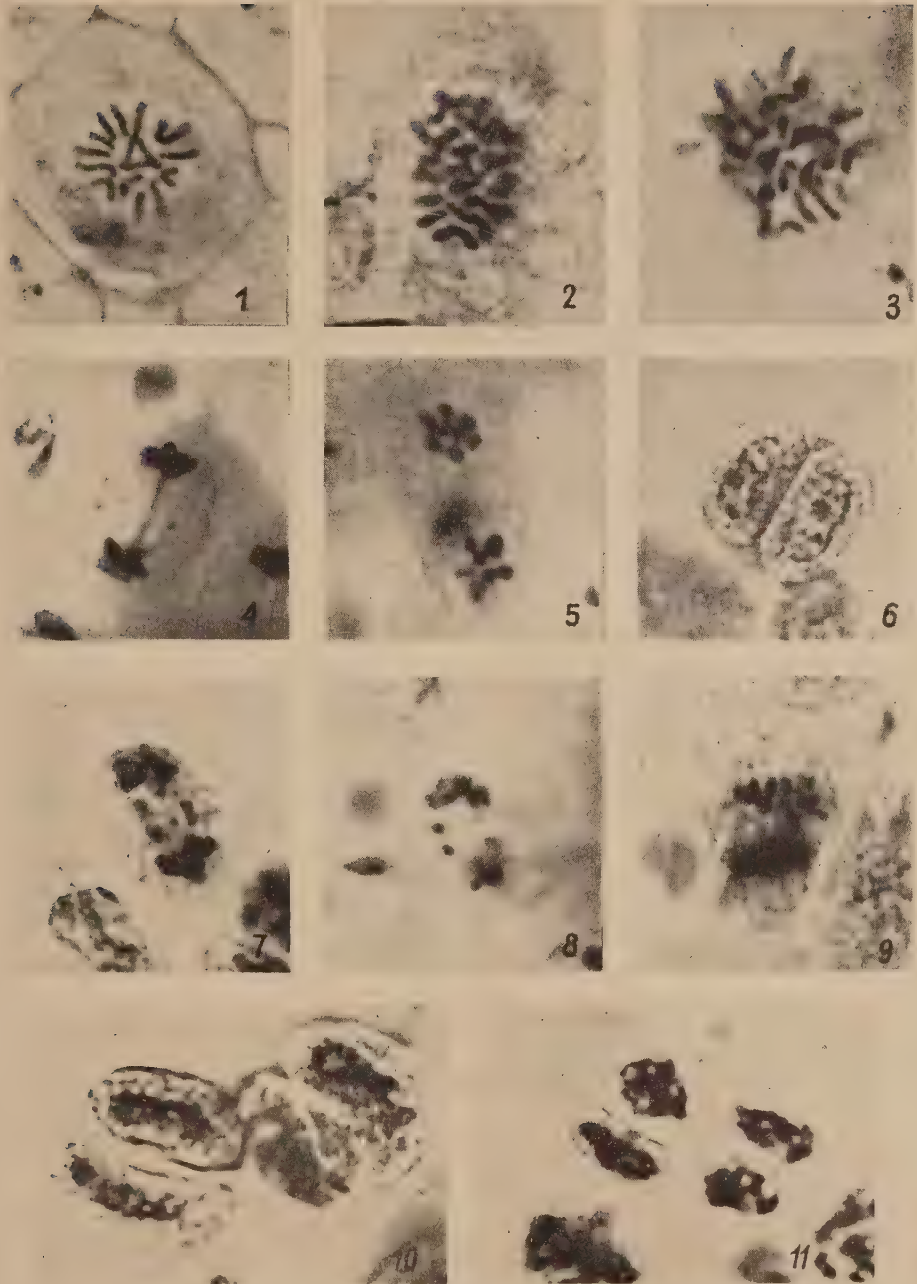
The following plants of the F_1 generation were used for the backcrosses: ♀ No. 12, ♂ Nos. 8 and 15. The same hybrids were also the parent plants of the F_2 generation described above. The female plant No. 46 of *R. thyrsiflorus* was the original parental form of the first hybrid generation. The attempted backcross with the male F_1 plant No. 16 was unfortunately unsuccessful.

Backcrosses ♀ *R. thyrsiflorus* × ♂ F_1

The progeny from the backcrosses of the male F_1 plants Nos. 8 and 15 differed greatly, though the other parent was in both cases the same female *R. thyrsiflorus* plant.

The progeny from the backcross with the F_1 plant No. 15 was on the whole similar to the F_2 population, but individuals morphologically similar to *R. thyrsiflorus* predominated. In this backcross, similarly as in the F_2 progeny (12×15), the proportion of male individuals was very low (6 in 105). The backcross with the F_1 plant No. 8 also produced individuals

Plate I



1 — Root-tip metaphase of *R. thyrsiflorus* (2n = 14), *2* — Root-tip metaphase of F_2 hybrid (*R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*) (2n = 25), *3* — Root-tip metaphase of F_3 hybrid *R. thyrsiflorus* × *R. acetosa* (2n = 41), *4* — Inversion bridge with acentric fragment in F_1 hybrid *R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*, *5* — Two anaphasal cells (top view) with 7 and 8 chromosomes in F_1 hybrid *R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*, *6* — Diad of F_1 hybrid *R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*, *7, 8, 9* — Lagging bivalents and other meiosis disturbances in polyploid F_2 plant *R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*, *10* — Diads in polyploid F_2 hybrid *R. thyrsiflorus* × *R. acetosa*, *11* — Diads in backcross plant ♀ *R. thyrsiflorus* × ♂ F_1. All figures × 1500

predominantly similar in their morphology to *R. thyrsiflorus*, though the plants differed from the preceding backcross progeny in some characteristic features. The most remarkable of these traits was the greatly reduced number of leaves and flower shoots. Every plant developed an average of about 10 thick and strong flower shoots, whereas on the plants of the preceding backcross the number of flower shoots was about 30. The few leaves that developed were larger and thicker so that this backcross had a more vigorous appearance. The proportion of male individuals was relatively high (40 in 200) similarly as in the F_2 progeny (12×8). There was also one monoecious plant which was completely sterile.

The somatic chromosome number in the four examined individuals of the backcross with plant No. 15 was $2n = 14$ or 15. In the backcross with plant No. 8 there was one triploid plant ($2n = 21$) for 25 individuals with the normal diploid chromosome number. This means that the male plant No. 8 must have produced a small proportion of unreduced functional gametes.

The backcross ♀ $F_1 \times$ ♂ *R. thyrsiflorus*

This backcross manifested no special features. The plants morphologically resembled *R. thyrsiflorus* and their growth habit was more uniform than in the two other backcrosses described above. The proportion of male individuals (10 in 204) approached the average. The somatic chromosome number counted in 15 plants was $2n = 14$ or 15.

Microsporogenesis in the backcrosses

The most important property of microsporogenesis in all the three backcrosses consisted in the formation of dyads observed in male individuals after the first meiotic division, similarly as was the case in F_1 and F_2.

The course of meiosis was investigated in 12 male plants. In seven individuals no serious disturbances were observed. The conjugation during diakinesis was regular (fig. 11.a) and in anaphase I, in spite of the frequent inversion bridges (fig. 11.b, c) and the presence of undivided bivalents (fig. 11.d), the chromosomes segregated so that 7 and 8 of them moved to either pole (fig. 11.e), The second meiotic division proceeded normally (fig. 11.f, g) and led to the formation of normal tetrads (fig. 11.h).

In some buds of the other five plants a transversal wall was formed between the nuclei after anaphase of the first meiotic division (fig. 11.i). However, after the appearance of the separating wall the nuclei of the

dyads did not pass immediately to the resting stage but entered the prophase and as if the metaphase of the second division. At that stage the chromosomes were already divided into two chromatids but were still connected at the centromere (fig. 11.j and plate I_{11}). Typical metaphase plates with division spindles were never observed in the dyads. Nevertheless, in older anthers, besides the dyads (fig. 11.k), there were also triads and tetrads usually arranged in one plane (fig. 11.l-m), which



Fig. 11. Meiosis in PMC's in backcross (♀ *R. thyrsiflorus* × ♂ F_1), *a—h* — regular meiosis: *a* — diakinesis, *b—e* — anaphase I, *f* — metaphase II, *g* — anaphase II, *h* — tetrad, *i—m* — meiotic disturbances: *i* — formation of diad, *j* — prophase in the nucleus of a diad, *k* — diad, *l* — triad, *m* — tetrad; × 1200

seems to indicate that the second meiotic division in such buds must have greatly diverged from the normal course, but the problem necessitates further, more detailed investigations.

In the plants manifesting meiotic disturbances described above in some buds the first and the second meiotic divisions had an absolutely regular course.

In the majority of plants from the backcrosses the proportion of seemingly well developed pollen grains ranged 25 to 87 per cent. In six plants

all the pollen was completely degenerated and in three individuals there were pollen grains connected in dyads and tetrads.

In the experiments carried out so far the backcrosses have proved to be completely sterile, in spite of the normal vegetative development and the relatively high, at least in some plants, percentage of seemingly well developed pollen grains. Well formed viable seeds were developed from none of the 13 controlled pollinations that have been carried out. Only a few malformed seeds were gathered and this seems to indicate that fertilization might have occurred in some cases, but the development of endosperm or embryos was inhibited.

DISCUSSION

From the cytological standpoint the most interesting observation made in the course of this investigation on the hybrids between *R. acetosa* and *R. thyrsiflorus* was the modification of meiosis during microsporogenesis in the hybrids. After the first meiotic division dyads were formed and the second meiotic division was omitted partly or completely. This property was first manifested in some male F_1 plants and was transferred to the F_2 generation as well as to the backcrosses by individuals with both modified and unmodified meiosis.

Numerous examples of the formation of dyads in natural *Rumex acetosa* polyploids were described by Ono (1935). In the progeny of such plants Ono observed the frequent further increase of the chromosome number. He assumed that the increase of the chromosome number must have been caused by unreduced gametes, but he did not investigate the process of their formation.

The failure of the second meiotic division in pollen development was for the first time observed by Levan (1936) in various *Allium* species and was called by him *monokinetic meiosis*. According to Levan the mechanism of monokinetic meiosis is not influenced by the structural properties of chromosomes but is controlled genically. As a result of this kind of meiosis diploids can give rise to triploids and, in turn, triploids give rise to pentaploids. Levan even described a form with 108 chromosomes (the diploid chromosome number in *Allium* is $2n=16$) obtained from a hyperoctoploid ($2n=68$).

Another instance of polyploidy caused by the failure of the second meiotic division was reported in the hybrids of Musa (Dodds and Pittendrigh 1945). In this case the unreduced chromosome number was introduced into the crosses by female gametes. In a later investigation Dodds and Simmonds (1946) observed the omission of the second

or both meiotic divisions also in microsporogenesis. However, the dyads and the monads, with respectively the zygotic and the double zygotic chromosome number, were uncapable of functioning, since such male hybrids were completely sterile.

The process of the formation of dyads in the first meiotic division and of the abolishment of the second meiotic division observed in sorrel is quite certainly analogical to the monokinetic meiosis in *Allium* described by Levan. The genic nature of the mechanism involved in this process is indicated by that the property of forming dyads is transferred to the further generations even by male and female plants with a normal meiosis. In the further generations the mechanism is to some extent differentiated. For instance in F_2 the formation of dyads was sometimes restricted to some buds, while at the same time in the other buds of the same plant the second meiotic division proceeded without major disturbances. In the backcrosses and in the F_2 generation derived from a F_1 plant with normal meiosis the process was restricted to some plants only and even then did not affect all the buds in one plant.

It follows from all that has been said above that in the *R. thyrsiflorus* population from Puławy there must be a gene or a set of genes which, in combination with the genome of *R. acetosa,* cause the abolishment of the second meiotic division and the formation of functional unreduced pollen grains. These genes are probably restricted to some populations only, since a female plant of *R. thyrsiflorus* belonging to a different population, when pollinated with pollen from the same male plant of *R. acetosa* as the one used in the other cross, produced only a diploid progeny.

The genetic system causing meiotic disturbances is probably effective only during microsporogenesis. This is indicated by that the same female F_1 plant produced polyploids when it was crossed with a male plant producing unreduced gametes, and diploids when it was pollinated by pollen from a male plant with a normal meiosis. As is well known from numerous reports (Beadle, McClintock 1928, Beadle 1930, Rees, Thompson 1956, Lawrance 1958) the particular stages of meiotic divisions are controlled by various genes. The majority of these reports deal with the first meiotic division. The results of the present investigation indicate that also the course of the second division may be controlled by specific genes which in no way influence the first division.

The information assembled so far seems to suggest that the activities of these genes may be a source of polyploidy. It is possible that in the case of the genus *Rumex* the process has no phylogenetic significance, since the species of this subgenus are dioecious, and since polyploidy causes disturbances in the sex determination. At any rate the problem cannot be explained without further investigations, especially in view of

the serious differences in the proportion between the number of female and male plants and the occurrence of monoecious plants.

Very noteworthy is also the genetic system which automatically increases the chromosome number in every successive generation. The numerous cytological and genetic problems arising in this connection will be the subject of future researches.

SUMMARY

1. Crosses between certain populations of *R. thyrsiflorus* and *R. acetosa* gave in F_1, alongside of plants with normal meiosis, some male individuals producing unreduced gametes. In the plants with meiotic disturbances the formation of dyads after the first meiotic division and the complete omission of the second division were observed.

2. F_2 plants and backcrosses obtained from F_1 individuals with normal meiosis had a diploid chromosome number (♀ 2n = 14 and ♂ 2n = 15). The F_2 progeny of male individuals with modified meiosis consisted of polyploid plants (the chromosome number was about 25).

3. The property of forming dyads after the first meiotic division was transferred to both the diploid and the polyploid F_2 progeny as well as to the backcrosses.

4. In F_3 plants obtained from the polyploid F_2 plants there was a further rise of the chromosome number up to 2n = 41. However these plants were non-viable.

5. The results obtained indicate that in some *R. thyrsiflorus* populations there are hereditary factors controlling the course of the second meiotic division.

My very sincere gratitude is due to Professor W. Gajewski for his kind guidance and valuable advice in the course of this work.

Department of Genetics, Polish Academy of Sciences,
Laboratory of Experimental Taxonomy, Warsaw. (Entered: 6.8.1959)

REFERENCES

Beadle G. W., 1930, Genetical and cytological studies of Mendelian asynapsis in *Zea mays*, Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. 129: 1—23.

Beadle G. W., and B. McClintock, 1928, A genetic disturbance of meiosis in *Zea mays*, Science 68: 433.

Dodds K. S. and C. S. Pittendrigh. 1945, Genetical and cytological studies of Musa VII. Certain aspects of polyploidy, Journal of Genetics 47, 1.

Dodds K. S. and N. W. Simmonds, 1946, Genetical and cytological studies of Musa VIII. The formation of polyploid spores, Journal of Genetics 47. 3.

Lawrance C. W., 1958, Genotypic control of chromosomes behaviour in rye. VI. Selection for disjunction frequency, Heredity 12 (1): 127—131.

Levan A., 1936—37, Zytologische Studien an *Allium schoenoprasum*, Hereditas 22: 1—145.

Ono T., 1935, Chromosomen und Sexualität von *Rumex Acetosa*, Science Reports of the Tohoku Imp. Univ. IV, Biol. 10, 1.

Rees H. and J. B. Thompson, 1956, Genotypic control of chromosome behaviour in rye. III. Chiasma frequency in homozygotes and heterozygotes, Heredity 10 (3): 409—424.

Yamamoto Y., 1938, Karyogenetische Untersuchungen bei der Gattung Rumex. VI. Geschlechtsbestimmung bei eu- und aneuploiden Pflanzen von *Rumex acetosa* L. Mem. Coll. Agr., Kyoto Imp. Univ., No. 43 (Genetical Series No. 8).

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXIX — Nr 1
1960

Badania nad zawartością manganu, miedzi i kobaltu w glebie oraz w roślinach lasu bukowego w Muszkowicach na Dolnym Śląsku

Studies on the manganese, coper, and cobalt content in the soil and in the vegetation of beech forest at Muszkowice, Lower Silesia

J. SAROSIEK I K. WACHOWSKA

WSTĘP

Praca niniejsza jest częścią problemowych badań nad biocenozą lasu bukowego w Muszkowicach na Dolnym Śląsku (rezerwat przyrodniczy) zapoczątkowanych przez prof. dr S. Macko jeszcze w roku 1948. Szczegółowe prace, jakie od szeregu lat prowadzone są w tym rezerwacie przyrodniczym, mają na celu dokładne poznanie bioekologii zbiorowiska lasu bukowego. Obserwacje naukowe w tym zakresie prowadzą pracownicy Katedr Botanicznych i Zoologicznych Wrocławskiego Uniwersytetu. Podjęcie wszechstronnych badań przyrodniczych w lesie bukowym w Muszkowicach podkreśla znaczenie dla nauki rezerwatów przyrodniczych i wskazuje na właściwe ich wykorzystanie, do czego apelują St. Adamczewski (1956) i S. Myczkowski (1956) na łamach „Kosmosu".

Zainicjowanie kompleksowych badań przyrodniczych w lesie bukowym w Muszkowicach przez prof. dr S. Macko dało już pewne rezultaty. S. Macko (1954) opracował roślinność tego rezerwatu i warunki ekologiczne jej występowania. H. Krzemieniewska i L. Badura (1954a, 1954b) przeprowadzili badania nad mikroflorą lasu bukowego w Muszkowicach. Badania bakteriologiczne nad ściółką i glebą tego rezerwatu przeprowadziła J. Stabrowska (1956), a K. Wolniewicz-Czerwińska (1956) badania nad rodzajem *Streptomyces* ze ściółki tego lasu. Opublikowano również badania zoologiczne pracowników Instytutu Zoologicznego przeprowadzone w tym rezerwacie.

Celem niniejszej pracy było zbadanie zależności między zawartością manganu, miedzi i kobaltu w roślinach a ich zawartością w podłożu oraz zbadanie czynników ekologicznych gleby warunkujących tę zależność. W tym celu zanalizowano zawartość manganu, miedzi i kobaltu oraz nie-

których makroelementów w roślinach zielnych i drzewach na tle szczegółowej analizy warunków siedliskowych, co jest nowym aspektem w badaniach nad zawartością mikroelementów w glebie i w roślinach, a więc w zakresie chemicznej ekologii roślin. Jednym z założeń chemicznej ekologii roślin (J. Sarosiek 1955) jest przeprowadzanie badań nad zawartością mikroelementów w roślinach w ich naturalnym środowisku w różnych okresach wegetacji, między innymi i dlatego, że stan mikroelementów w glebie ulega ciągłym zmianom w zależności od pory roku. Zagadnieniu dynamiki zmian zawartości niektórych mikroelementów w układzie biogeocenotycznym, jaki stanowią rośliny zbiorowiska leśnego i gleba, poświęcono dotychczas niewiele uwagi. Nie przeprowadzano tego rodzaju systematycznych i szczegółowych badań w powiązaniu z analizą warunków siedliskowych. Niniejsza praca jest pierwszą tego rodzaju pracą naukową w Polsce, uwzględniającą założenia chemicznej ekologii roślin i przeprowadzoną w naturalnych warunkach. W dotychczasowych badaniach nad zawartością różnych mikroelementów w roślinach i glebach przeprowadzanych najczęściej pod kątem widzenia ich gospodarczego znaczenia niewiele uwagi poświęcono zagadnieniom ekologicznym. Brak analizy ekologicznej warunków siedliskowych stanowi bardzo ważną przeszkodę przy porównywaniu zawartości mikroelementów w roślinach i glebach podawanych w pracach różnych autorów. Bez szczegółowych badań uwzględniających założenia chemicznej ekologii roślin wnioski wysnuwane tylko na podstawie samych analiz chemicznych z natury rzeczy są bardzo ograniczone i nie przyczyniają się do dalszego rozwoju badań nad zawartością mikroelementów.

Prace terenowe przeprowadziliśmy w okresach wegetacyjnych lat 1954, 1955 i 1956. Prace laboratoryjne wykonaliśmy w Katedrze Ekologii i Geografii Roślin Uniwersytetu Wrocławskiego.

W tym miejscu składamy serdeczne podziękowanie za cenne rady i wskazówki oraz za pokierowanie tokiem naszej pracy panu prof. dr Stefanowi Macko, kierownikowi Katedry.

DOTYCHCZASOWE BADANIA

Literatura obejmująca badania mikroelementów w życiu roślin jest bardzo obszerna; w tym rozdziale omawiamy tylko te prace, które dotyczą zagadnienia zależności zawartości mikroelementów w glebie i w roślinach od warunków siedliskowych i zagadnienia zmian tych zawartości w okresie wegetacyjnym.

Mangan w glebie. W normalnych glebach zawartość manganu waha się w szerokich granicach, od 5 do 4000 mg/kg s.m. gleby (A. Mak-

simow 1954), przy czym górne warstwy gleb zawierają więcej manganu niż dolne (A. Musierowicz 1956, E. K. Krugłowa 1956, P. A. Własiuk 1950). Badania E. Russela (1931) wykazały, że w glebach o odczynie kwaśnym ilość rozpuszczalnego manganu jest wystarczająca dla rozwoju roślin, w glebach o odczynie słabo kwaśnym lub obojętnym przyswajalność manganu mała, a w glebach o odczynie zasadowym przyswajalność manganu zwiększa się. Niedobór więc manganu występuje najczęściej w glebach o pH 6—7. Z badań P. A. Własiuka (1953, Maksimow 1954) nad zawartością dostępnego roślinom manganu w glebie wiemy, że najmniej manganu wymiennego zawierają gleby na wiosnę, przy czym ilość manganu w glebie stopniowo wzrasta do sierpnia, od października zaś następuje znaczny spadek zawartości wymiennego manganu. E. K. Krugłowa wykazała, że w środowisku wilgotnym i przy pH wyższym od 7 połączenia przyswajalnego przez rośliny manganu odtwarzają się. Lepsze przewietrzanie gleby powoduje wtórne przejście manganu w formy nieprzyswajalne. Snider (cyt. A. Maksimow 1949) i J. Piszczek (1951) piszą w swych pracach o istnieniu zależności między ilością manganu wymiennego w glebie a ilością w niej wymiennego wapnia. Według tych autorów wraz ze wzrostem zawartości w glebie wymiennego wapnia następuje zmniejszenie zawartości wymiennego manganu. Kamosuta i Okada (1956) podają, że w glebach bogatych w rozpuszczalne w wodzie związki potasu znajduje się więcej dostępnego roślinom manganu niż w glebach posiadających nadmiar dostępnego wapnia. M. Lohnis (1951) wykazała, że zwiększenie ilości magnezu w glebie obniża zawartość przyswajalnego manganu. Potwierdziły to prace E. W. Bolle-Jonesa (1955), w których autor wykazał, że zwiększenie zawartości wapnia w glebie obniżało zawartość manganu w roślinach, a zwiększenie potasu w glebie zwiększało w nich zawartość manganu. O. Kosegarten (1956) podaje, że zawartość wymiennego i lekko odtwarzającego się manganu w glebie może przechodzić w okresie wegetacji silne zmiany w związku ze zmianami pogody. Według tego autora zmiany te zależą również od wielkości pH, zawartości humusu i typu gleby.

Mangan w roślinach. Lundegardh (1937) podał, że zawartość manganu w roślinach, rosnących na glebach kwaśnych i bardzo zasadowych, jest wyższa aniżeli w roślinach rosnących na glebach o odczynie obojętnym albo słabo zasadowym. Według A. Maksimowa (1954) rośliny zielne, szczególnie trawy dziko rosnące, zawierają więcej manganu od roślin uprawnych i drzew. Badania nad zawartością manganu w szpilkach kilku gatunków drzew iglastych przeprowadzili A. P. Szczerbakow i M. S. Turkowa (1956) w warunkach uprawowych. Autorzy dowodzą, że niesłuszne jest przekonanie o gromadzeniu się manganu w starych liściach.

Miedź w glebie i w roślinach. Według J. Siedleckiego (1947) warstwy górne gleb posiadają wyższą zawartość miedzi od warstw dolnych. Według J. Antipowa-Karatajewa 1947), A. Maksimowa i H. Okruszko (1950) gleby mineralne zawierają miedź w stanie łatwo wymiennym na ogół w takich ilościach, które zaspokajają potrzeby roślin. Natomiast w glebach zasobnych w próchnicę (ziemie czarne, czarnoziemy i torfy) daje się zauważyć w ogólności brak miedzi przyswajalnej. Dotychczas w literaturze brak jest systematycznych badań nad związkami miedzi w glebie. Według A. Maksimowa (1954) rośliny we wszystkich stadiach swego rozwoju potrzebują miedzi i zwykle cały jej zapas gromadzą do momentu zawiązania pączków kwiatowych. Zawartość miedzi w owsie w poszczególnych okresach rozwoju badał B. Rademacher (1936) i stwierdził, że w początkowym okresie rozwoju roślin miedź jest pobierana bardziej intensywnie, w późniejszych zaś okresach wegetacji, mimo dalszego przyrostu masy roślinnej, mniej intensywnie.

Kobalt w roślinie i glebie. Z badań D. P. Malugi (1949) wynika, że kobalt występuje we wszystkich glebach, przy czym gleby, których skałą macierzystą są dolomity albo inne skały o charakterze zasadowym, jak np. silnie zasadowe glino-krzemiany, posiadają wyższą zawartość kobaltu. Z licznych badań D. P. Malugi (1956) i J. W. Piejwe (1949) wynika, że każda warstwa profilu glebowego posiada zmienną zawartość kobaltu. A. Kabata (1955) przedstawiła zagadnienie sorpcji miedzi i kobaltu w glebie. Chemizmem kobaltu w glebie zajmował się między innymi R. Mitchell (A. Maksimow 1954), według którego największy stopień rozpuszczalności związków kobaltu jest przy pH gleby od 4 do 5. W miarę wzrostu pH gleby zmniejsza się przyswajalność kobaltu przez rośliny. Według P. Ekmana (1952) ilość pobranego przez rośliny kobaltu przy pH 4,1 do 4,9 jest prawie dziesięciokrotnie wyższa niż przy pH 7.

Z ciekawszych prac nad zawartością kobaltu w roślinach z zakresu ekologii roślin można wymienić pracę N. Karlssona i O. Svanberga (1952), w której autorzy potwierdzają spostrzeżenia Mitchella, że zawartość kobaltu w roślinach w dużym stopniu zależy od pH gleby. Wpływ niektórych makroelementów i mikroelementów na gromadzenie kobaltu w różnych roślinach paszowych badali K. Scharrer i N. Taubl (1954). Badacze ci stwierdzili, że w miarę wzrostu koncentracji kobaltu w glebie zawartość jego w roślinach wzrastała, lecz stopień nagromadzenia kobaltu był różny. Z badań tych autorów wynika, że potas i wapń przy niedostatku fosforu w podłożu hamowały pobieranie kobaltu, a bor i mangan stymulowały ten proces. Omówione powyżej dotych-

czasowe badania w zakresie eksperymentalnej ekologii roślin dotyczą najczęściej roślin kultywowanych i nie były przeprowadzane w naturalnych siedliskach.

Z tego rodzaju badań, przeprowadzonych w naturalnych siedliskach, należy wymienić ogólną w tym zakresie pracę W. A. Kowdy (1956) i S. W. Zonna (1956) o wzajemnym oddziaływaniu gleb i leśnej roślinności. Na uwagę w tych pracach zasługuje dynamiczne ujęcie zagadnienia funkcji mineralnego składu roślin zielnych i drzew w procesach glebowych w biocenozie leśnej. Autorzy ci wysuwają postulat badań składu mineralnego roślin w powiązaniu z dynamiką procesów glebowych. Praca J. Wehrmanna (1955), przeprowadzona na poletkach doświadczalnych, mówi o ilościowej zależności występowania manganu, miedzi i kobaltu w roślinach od typu gleby, czasu pobierania prób do analiz i składu gatunkowego zbiorowiska roślinnego. Jest to praca najbliższa założeniom chemicznej ekologii roślin. W dotychczasowych pracach o zawartości mikroelementów w roślinach tylko niewielu badaczy uwzględnia w rozważaniach czas zbioru materiału do analiz, jakkolwiek niektórzy autorzy zwracają uwagę, że zawartość mikroelementów w roślinach zmienia się w okresie wegetacyjnym wraz z rozwojem roślin. O konieczności uwzględniania stadium rozwoju rośliny w tego rodzaju badaniach mikroelementów pisał S. Macko (1956).

Na szczególną uwagę zasługuje praca Smitha i jego współpracowników (A. Maksimow 1954), którzy badali w ciągu dwóch lat zmiany w zawartości manganu przez cały okres wegetacyjny w liściach drzew wiecznie zielonych. Badacze ci stwierdzili, że zawartość manganu w młodych liściach była mała, natomiast w liściach, w których procesy rozwoju i wzrostu zostały zakończone, stężenie manganu było większe i na ogół stałe. Podobne badania nad zawartością manganu w roślinach uprawnych przeprowadził Snider (A. Maksimow 1954) i wykazał wzrost zawartości manganu w roślinach wraz z ich rozwojem wegetacyjnym. J. Wehrmann (1955) zaś zwraca uwagę na różnice w zawartości manganu, miedzi i kobaltu w roślinach w okresie kłoszenia się i w początkowym okresie kwitnienia. N. Karlsson i O. Svanberg (1952), badając zawartość kobaltu w koniczynie w różnych okresach jej wzrostu, stwierdzili stopniowy wzrost zawartości tego mikroelementu w roślinie, aż do czasu kwitnienia. A. P. Szczerbakow i M. S. Turkowa (1956) wychodząc z założenia, że fizjologiczna rola manganu jest związana z procesami utleniającymi, które najbardziej intensywnie przebiegają w młodych rosnących tkankach i organach, uważali, że słuszne jest prześledzenie ilościowego rozmieszczenia manganu w różnych stadiach rozwojowych igieł drzew iglastych. Jest to jedyna praca specjalnie poświęcona

zagadnieniu dynamiki zmian zawartości mikroelementów w roślinach. Autorzy ci podają, że twierdzenie o gromadzeniu się manganu w starzejących się liściach jest niesłuszne, ponieważ mangan już od września odpływa ze starych igiel do młodych igieł, pędów i korzeni.

METODYKA BADAŃ

Badania zawartości mikroelementów i ich zmian w okresie wegetacyjnym w roślinach przeprowadzono w dwóch wyraźnie różniących się między sobą siedliskach ekologicznych zbiorowiska lasu bukowego w Muszkowicach, które zostało dokładnie opisane przez S. Macko (1954). W naszych badaniach przy wyborze siedlisk ekologicznych kierowaliśmy się przede wszystkim różnicą właściwości fizykochemicznych gleby. Zawartość mikroelementów zanalizowano w siedlisku I (zbocze grzędy) w 11 gatunkach roślin zielnych z asocjacji runa leśnego i w czterech gatunkach drzew. W siedlisku II (dolina strumienia) zanalizowaliśmy również zawartość mikroelementów w 11 gatunkach roślin zielnych i w trzech gatunkach drzew. Niektóre gatunki roślin zielnych i drzew występowały zarówno w siedlisku I, jak i w II, co udogodniło nam przeprowadzenie analizy porównawczej.

Rośliny do analiz chemicznych zbierano sześciokrotnie w ciągu okresu wegetacyjnego. Badania te powtórzono w następnym okresie wegetacyjnym. W badaniach zawartości mikroelementów w roślinach zielnych uwzględniano głównie dwa stadia rozwojowe: stadium przed kwitnieniem i stadium po kwitnieniu. U roślin zielnych zbadano zawartość mikroelementów w liściach, łodygach i korzeniach, ewentualnie w kłączach, natomiast u drzew zawartość mikroelementów zbadano tylko w liściach. W celu zbadania zależności między zawartością badanych mikroelementów w roślinach a warunkami ekologicznymi, wraz z pobieraniem prób materiału roślinnego pobierano równocześnie także próbki gleby, w których poza oznaczeniem zawartości mikroelementów zbadano takie właściwości fizykochemiczne, jak odczyn gleby, wilgotność, zawartość próchnicy, wapnia, potasu i magnezu.

Metody oznaczania pierwiastków w roślinach i w glebie

Do oznaczania wapnia, magnezu, miedzi i manganu rośliny spalano w piecu muflowym.

Wapń oznaczono według metody Pietiersburskiego (1947) strącając go z roztworu szczawianem amonowym. Do miareczkowania szczawianu wapniowego używano 0,05 n nadmanganianu potasu.

Magnez oznaczono metodą M. Struszyńskiego (1954) strąca-

jąc go z roztworu w postaci fosforanu amonowo-magnezowego, a następnie określając jego ilość sposobem objętościowym. Do miareczkowania używano 0,1 n NaOH w obecności oranżu metylowego.

Miedź oznaczono kolorymetrycznie metodą M. Struszyńskiego (1954), za pomocą reakcji z ditizonem posługując się fotometrem Pulfricha. Stosowano filtr nr S 47.

Mangan oznaczono kolorymetrycznie metodą nadsiarczanową Beli Horwatha (A. Maksimow 1954) posługując się fotometrem Pulfricha i stosując filtr nr L 3.

Potas oznaczono w wyciągach wodnych roślin używając fotometru płomieniowego.

Kobalt oznaczono w roślinach metodą J. Reifera (1952) stosując do reakcji kolorymetrycznej beta-nitrozo-alfa-naftol, przy czym materiał roślinny spalano na mokro. Przy oznaczaniu posługiwano się fotometrem Pulfricha.

Wapń, magnez i potas oznaczono w wyciągach glebowych 0,1 n HCl, a więc oznaczono formy wymienne tych pierwiastków w glebie. Przy oznaczaniu tych pierwiastków w glebie zastosowano te same metody jak przy oznaczaniu ich w roślinach.

Mangan w glebie oznaczono metodą nadsiarczanową podobnie jak w roślinach.

Kobalt w glebie oznaczono metodą J. W. Piejwe (1952) stosując do reakcji barwnej Nitrozo-R-sól. Przy oznaczaniu posługiwano się fotometrem Pulfricha.

Do wszystkich oznaczeń kolorymetrycznych uprzednio sporządzono krzywe kalibracyjne.

OPIS BADANYCH SIEDLISK

Ogólne opracowanie warunków siedliskowych znajdujemy w pracy S. Macko (1954), który podaje szczegółowo opracowane profile glebowe siedliska zbocza grzędy i siedliska doliny strumienia. Uzupełnienia w naszych obserwacjach dotyczą tylko badań nad zawartością pierwiastków i niektórych właściwości fizyko-chemicznych gleby.

Gleba, jak wszędzie w okolicy, lessowa, gliniasta, z nieznaczną domieszką drobnego piasku bez frakcji szkieletowej. Cały górny stok rezerwatu ma glebę kwaśną, przy czym najbardziej kwaśna gleba znajduje się u stóp wyższego stoku i biegnie wzdłuż niego wąskim pasem. Według S. Macko silne zakwaszenie gleby w tym miejscu pochodzi stąd, że tu właśnie gromadzi się ściółka z opadłych i spłukiwanych z górnego stoku liści rozkładających się ciężko i powoli. Gleby z doliny strumienia, mimo

dość dużej zawartości $CaCO_3$, posiadają odczyn obojętny lub słabo alkaliczny.

Na zboczu grzędy, po usunięciu liści, można było wyróżnić trzy warstwy gleby: I warstwa to gleba próchnicza, bogata w resztki roślinne niecałkowicie rozłożone, II warstwa to gleba próchnicza jednolita, bez resztek roślinnych, III warstwa — gleba o barwie żółtej, z bardzo małą zawartością próchnicy. Grubość każdej warstwy wahała się w granicach od 10 do 20 cm.

W dolinie strumienia brak suchych, nierozłożonych liści. Warstwa I gleby, złożona z liści częściowo rozłożonych, o grubości 6 do 10 cm. Warstwa II gleby to właściwa gleba próchnicza z małą zawartością resztek roślinnych, około 25 cm grubości. Warstwa III — gleba o jaśniejszej barwie i gliniastej konsystencji. Wszystkie warstwy w tym profilu zawierają grudki węglanu wapnia, czego nie stwierdziliśmy w glebie zbocza grzędy.

Gleby zbocza grzędy odznaczają się znacznie niższą wilgotnością w porównaniu z glebą w dolinie strumienia. W obu siedliskach zawartość procentowa wody obniża się wyraźnie wraz ze wzrostem głębokości. Z badań J. Stabrowskiej (1956) wynika, że w ciągu roku w badanych siedliskach są dość znaczne wahania zawartości wody w warstwach I i II profilu glebowego. W warstwie I: od 42,3% do 65,6% i w warstwie II od 22,4% do 54,6%. Wahania zawartości wody w warstwie III są znacznie niższe — od 10,1% do 29,9%.

Różnice wilgotności gleby warunkują częściowo nieznaczne różnice w temperaturze obu siedlisk. Stwierdzono (S. Macko 1954) wyższą temperaturę gleby od temperatury powietrza, co pochodzi prawdopodobnie stąd, że gleba jest zwykle dość dobrze nawilgocona, a ponieważ dzięki obecności dużej ilości wapnia jej porowatość jest znaczna, przeto dość silnie paruje. Drobne różnice między temperaturą gleby zbocza grzędy i doliny strumienia wynikają prawdopodobnie też stąd, że górny stok jaru jest prawie pozbawiony runa zielnego, zaś dolny stok jaru posiada bogate runo zielne, które utrudnia parowanie wody z gleby. Dzięki temu gleba na niższym stoku jaru jest cieplejsza i dłużej zatrzymuje ciepło. Ponieważ do dalszych rozważań konieczna jest znajomość zawartości substancji organicznej w badanych glebach, dlatego przytaczamy tu wyniki badań S. Macko (1954) i K. Wolniewicz-Czerwińskiej (1956). Najwięcej substancji organicznej zawierają warstwy pierwsze tak ze zbocza grzędy, jak i z doliny strumienia. Ściółka zbocza grzędy jednakże odznacza się wyższą zawartością substancji organicznej (średnio 8,31%) niż ściółka z doliny strumienia (średnio 5,21%). Znaczne różnice znajdujemy pod tym względem w obu siedliskach w warstwach trzecich gleby. W warstwie III w dolinie strumienia znaleziono średnio 8,7% substancji organicznej, a w warstwie III ze zbocza grzędy tylko 3.4%. Wspólną cechą

wszystkich warstw obu siedlisk, niezależnie od stanu rozkładu substancji organicznej (J. Stabrowska 1956), jest duża zawartość azotu białowego wynosząca średnio od 91,3% do 95,6% azotu całkowitego, co wskazuje na brak azotu łatwo przyswajalnego. Z badań tej autorki wynika również, że rozkład błonnika i kwasów huminowych jest intensywniejszy w dolinie strumienia niż na zboczu grzędy. Wskazuje to na szybszy proces mineralizacji substancji organicznej w dolinie strumienia.

Wyniki analiz własnych zawartości makro- i mikroelementów w badanych glebach obu siedlisk są zebrane w tabeli 1.

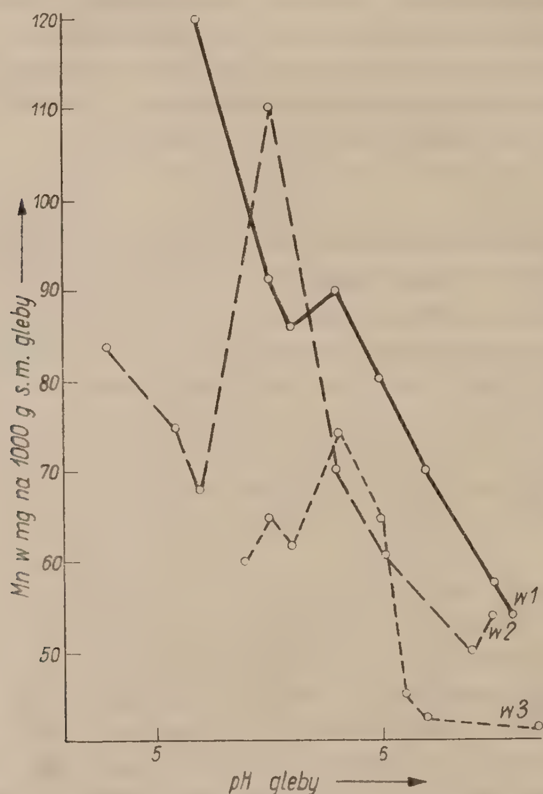
Tabela 1

Średnie zawartości mikro- i makroelementów w glebie lasu bukowego w Muszkowicach

Siedlisko i profil	Warstwa	Liczba prób	pH czynne	Mikroelementy w mg na 1 kg s.m.			Makroelementy w g na 1 kg s.m.		
				Mn	Cu	Co	Ca	Mg	K
Zbocze grzędy profil I	I	4	5,6	86	15,08	2,14	3,8	0,15	1,02
	II	4	5,5	110	7,85	2,87	3,2	0,18	1,0
	III	4	5,8	74	14,5	2,87	2,8	0,28	1,1
Zbocze grzędy profil II	I	5	5,8	90	18,4	2,03	3,0	0,1	1,0
	II	5	5,2	68	15,2	2,5	2,5	0,12	1,1
	III	5	6,0	65	13,1	2,7	1,8	0,27	1,3
Zbocze grzędy profil III	I	3	5,2	120	13,83	1,1	2,05	0,18	0,48
	II	3	4,8	84	16,16	1,7	1,8	0,21	0,50
	III	2	5,5	66	12,15	1,4	1,4	0,30	0,46
Zbocze grzędy profil IV	I	6	6,0	80	15,64	2,01	3,81	0,14	0,7
	II	6	5,8	70	14,1	2,5	3,1	0,20	0,82
	III	5	5,6	62	13,2	2,8	2,6	0,25	0,93
Zbocze grzędy profil V	I	3	5,5	91	16,8	2,0	3,7	0,25	0,85
	II	4	5,1	75	13,2	2,8	3,2	0,28	0,92
	III	4	5,4	60	12,5	2,5	2,0	0,30	1,12
Dolina strumienia profil VI	I	3	6,5	58	15,5	2,06	15,3	0,25	0,68
	II	4	6,5	54	12,15	3,52	10,4	0,31	0,68
	III	3	6,2	42	16,15	2,7	13,6	0,35	0,70
Dolina strumienia profil VII	I	4	6,2	70	33,00	2,3	7,6	0,29	0,54
	II	5	6,0	62	22,1	3,4	10,2	0,27	0,62
	III	2	6,1	45	15,5	2,1	6,3	0,32	0,56
Dolina strumienia profil VIII	I	3	6,6	54	19,66	3,06	16,1	0,25	0,67
	II	3	6,4	50	18,00	3,5	14,6	0,20	0,05
	III	3	6,7	41	16,5	2,5	12,1	0,33	0,70

Z badań własnych nad zawartością makroelementów (Ca, Mg, K) w glebach obu siedlisk lasu bukowego w Muszkowicach wynikają dość znaczne różnice między glebą siedliska zbocza grzędy a glebą siedliska doliny stru-

mienia w zawartości zbadanych pierwiastków. Gleby zbocza grzędy odznaczają się brakiem węglanu wapnia, natomiast gleby z doliny strumienia, zwłaszcza w warstwie III, odznaczają się dość dużą jego zawartością, co potwierdzają badania S. M a c k o (1954). Ogólna zawartość



Wykres I. Zależność zawartości przyswajalnego manganu w trzech warstwach gleby w lesie bukowym w Muszkowicach od kwasowości *(pH)* gleby

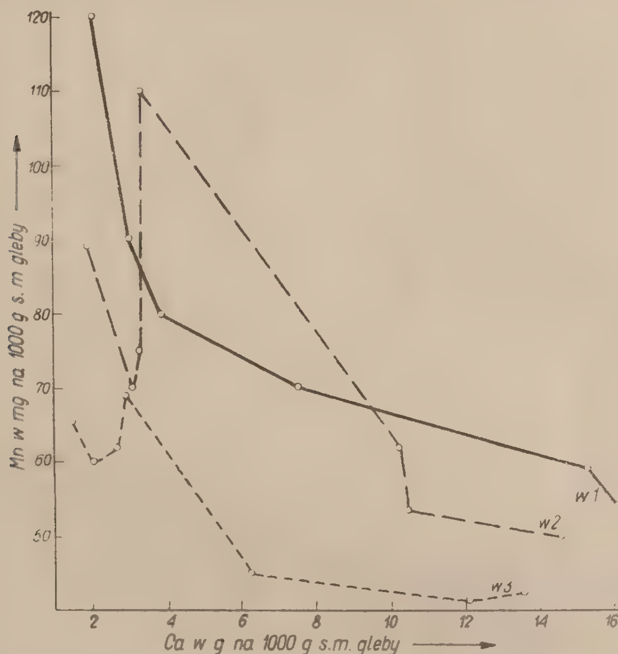
wapnia w glebach zbocza grzędy waha się w granicach od 1,4 do 3,8 g kg s.m. gleby, przy czym większa ilość wapnia występuje w warstwie próchniczej (I), co wskazuje na pochodzenie wapnia w tej warstwie z rozkładu szczątków organicznych. Gleby doliny strumienia posiadają znacznie wyższą zawartość wapnia (7,6 do 16,2 g/kg s.m. gleby). Wapń w tej glebie występuje głównie w formie węglanowej.

Z analiz glebowych nad zawartością magnezu wynika, że gleby z doliny strumienia w porównaniu z glebą zbocza grzędy odznaczają się nieco wyższą zawartością magnezu dostępnego roślinom. Zawartość magnezu w glebie zbocza grzędy waha się w granicach od 0,10 do 0,30 g/kg s.m. gleby, a w glebach doliny strumienia w granicach od 0,20 do 0,35 g/kg s.m.

gleby. Należy zaznaczyć, że zawartość magnezu wzrasta wraz z głębokością zalegania warstw glebowych.

Zawartość potasu w glebach zbocza grzędy jest wyższa w porównaniu z jego zawartością w glebach doliny strumienia. Zawartość potasu w glebie zbocza grzędy waha się w granicach od 0,46 do 1,3 g/kg s.m. gleby, a w glebach doliny strumienia od 0,54 do 0,70 g/kg s.m. gleby.

Analizy zawartości manganu w glebach badanych siedlisk wskazują na wyższe zawartości manganu w glebie zbocza grzędy w porównaniu z glebami doliny strumienia. Zawartość dostępnego roślinom manganu w glebach zbocza grzędy waha się w granicach od 60—120 mg/kg s.m. gleby, a w glebach z doliny strumienia od 41—70 mg kg s.m. gleby. W obu siedliskach rozmieszczenie manganu w warstwach profilu glebowego wska-



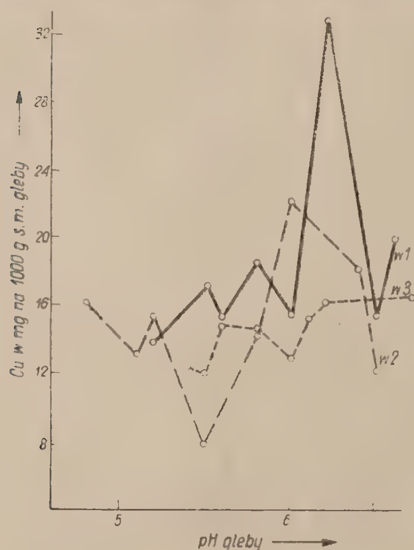
Wykres II. Zależność zawartości przyswajalnego manganu od ilości zawartego w glebie wymiennego wapnia w trzech warstwach gleby w lesie bukowym w Muszkowicach

w1 — warstwa 1, *w2* — warstwa 2, *w3* — warstwa 3

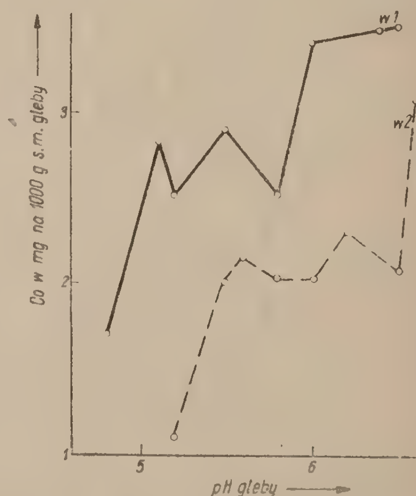
zuje na stopniowe zmniejszanie się tego mikroelementu w glebie wraz z głębokością zalegania warstw. Różnice w zawartości manganu między poziomem próchniczym a poziomem eluwialnym są szczególnie duże w glebie zbocza grzędy. Między ilością dostępnego roślinom manganu a od-

czynem gleby istnieje ścisła zależność, którą ilustruje wykres I (s. 108). Ze wzrostem pH gleby ilość dostępnego dla roślin manganu maleje. Najniższe zawartości manganu w glebie lasu bukowego w Muszkowicach zanotowano przy pH 6,8, a najwyższą przy pH 5,2.

Na wykresie II przedstawiono zależność między zawartością czynnego manganu w glebie a zawartością w niej czynnego wapnia. Wzrost zawartości czynnego wapnia obniża zawartość dostępnego roślinom manganu w glebie. Na podstawie przeprowadzonych analiz chemicznych możemy stwierdzić, że ilość dostępnego roślinom manganu w glebach lasu bukowego w Muszkowicach jest wystarczająca dla potrzeb roślin. Analiza zawartości przyswajalnej przez rośliny miedzi w glebach badanych siedlisk wskazuje na wyższe zawartości tego mikroelementu w glebie doliny stru-



Wykres III. Zależność przyswajalnej miedzi od kwasowości (*pH*) gleby w trzech warstwach gleby w lesie bukowym w Muszkowicach
w1 — warstwa 1, *w2* — warstwa 2; *w3* — warstwa 3

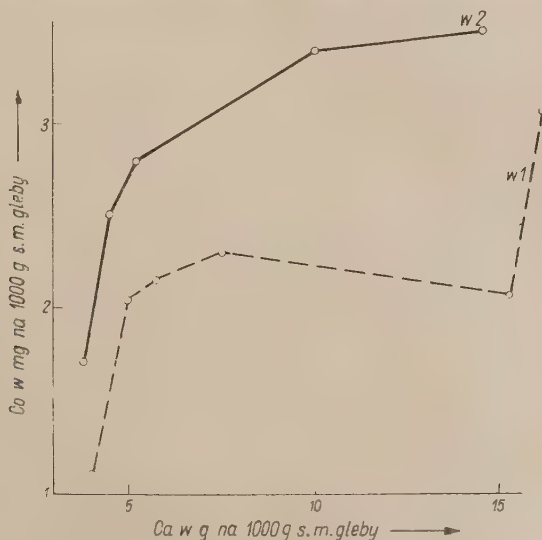


Wykres IV. Zależność przyswajalnego kobaltu od kwasowości (*pH*) gleby w pierwszej i w drugiej warstwie gleby w lesie bukowym w Muszkowicach
w1 — warstwa 1, *w2* — warstwa 2

mienia, w porównaniu z jego zawartością w glebie zbocza grzędy. Zawartość przyswajalnej miedzi w glebie zbocza grzędy waha się w granicach od 7,85 do 18,4 mg/kg s.m. gleby, a w glebie doliny strumienia od 12,1 do 33,0 mg/kg s.m. gleby. Z przedstawionych wyników analiz zawartości miedzi w glebach obu siedlisk (tab. 1) nie można uchwycić wyraźnej prawidłowości w rozmieszczeniu tego mikroelementu w warstwach profilu glebowego. Na uwagę zasługuje fakt mniejszej nieco ilości miedzi w war-

stwie iluwialnej w glebie ze zbocza grzędy. Zależność między zawartością dostępnej roślinom miedzi w glebie a kwasowością jej przedstawia wykres III. Zależność ta najwyraźniej zaznacza się w warstwie I profilu glebowego. Stwierdziliśmy wzrost zawartości dostępnej roślinom miedzi w glebie w zakresie od 5 do 6 pH.

Analizy chemiczne wykazały wyższe zawartości dostępnego roślinom kobaltu w glebach z doliny strumienia w porównaniu z zawartością tego mikroelementu w glebach ze zbocza grzędy. Zawartość kobaltu w glebie z doliny strumienia waha się w granicach od 2,06 do 3,52 mg/kg s.m. gleby, a w glebie ze zbocza grzędy od 1,10 do 2,87 mg/kg s.m. gleby. Porównując zawartość kobaltu w warstwach drugich profilu glebowego z obu siedlisk można stwierdzić znaczne różnice. Wyższą zdecydowanie zawartość ko-



Wykres V. Zmiany w zawartości dostępnego roślinom kobaltu w pierwszej i drugiej warstwie gleby w lesie bukowym w Muszkowicach w zależności od ilości wymiennego wapnia w glebie

baltu posiada warstwa II gleby z siedliska doliny strumienia. Zależność między zawartością dostępnego roślinom kobaltu w glebie a jej kwasowością przedstawiono na wykresie IV. Wyższym wartościom pH odpowiadają wyższe wartości dostępnego roślinom kobaltu w glebie. W zakresie od 5 do 6,6 pH zanotowano trzykrotny wzrost ilości przyswajalnego kobaltu w glebie. Zależność między zawartością dostępnego roślinom kobaltu w glebie a zawartością w niej wymiennego wapnia przedstawia wykres V. Wyższym wartościom wymiennego wapnia w podłożu odpowiadają wyższe wartości kobaltu.

W zakres pojęcia siedliska wchodzi również układ roślinności, który omówimy tu bardzo ogólnikowo. Stosunki fitosocjologiczne rezerwatu są szczegółowo omówione w pracy S. Macko (1954). Roślinność siedliska zbocza grzędy bardzo różni się od układu roślinności w siedlisku doliny strumienia, co pozostaje w prostym związku z różnicą warunków siedliskowych omówioną w tym rozdziale. Siedlisko zbocza grzędy odznacza się bardzo skąpym runem leśnym, co wynika między innymi i ze słabego prześwietlenia dna lasu. Bujnie natomiast rozwija się roślinność zielna w dolinie strumienia, gdzie ma znacznie lepsze warunki wilgotnościowe gleby i prześwietlenia. Różnice w składzie gatunkowym między obu siedliskami są dość znaczne.

WYNIKI ANALIZ CHEMICZNYCH

I. Zawartość manganu, miedzi i kobaltu w roślinach zielnych

Wyniki analiz chemicznych zawartości badanych mikroelementów są zebrane w tabelach 2 i 3.

Z analiz zawartości manganu w roślinach ze zbocza grzędy wynika, że zbadane rośliny odznaczają się dużą różnorodnością pod względem zawartości manganu w ich popiele. Ilości manganu w tych roślinach wahają się w granicy od 4 mg/100 g s.m. w łodygach (*Arum maculatum*) do 52 mg/100 g s.m. w liściach tej samej rośliny po kwitnieniu. Wszystkie badane rośliny zielne ze zbocza grzędy posiadają znacznie więcej manganu w liściach w porównaniu z zawartością tego mikroelementu w innych częściach morfologicznych rośliny. Najwyższe zawartości manganu w liściach posiadają następujące rośliny: *Arum maculatum, Aegopodium podagraria* i *Asarum europaeum.* Mniejszą zawartość manganu w liściach wykazują *Convallaria maialis, Mercurialis perennis, Ranunculus lanuginosus.* Zawartość manganu w łodygach badanych roślin jest mniejsza w porównaniu z zawartością tego mikroelementu w korzeniach i kłączach, z wyjątkiem *Corydalis cava,* która odznacza się szczególnie dużą zawartością manganu w łodydze (50 mg/100 g s.m.) i *Asarum europaeum,* który zawartość manganu w łodydze jest zbliżona do zawartości tego mikroelementu w liściach tej rośliny. Z analiz zawartości manganu w korzeniach i kłączach roślin zbocza grzędy wynika, że więcej manganu występuje w korzeniach i kłączach u *Aegopodium podagraria* i *Asarum europaeum* (32—41 mg/100, s.m.).

Porównując zawartość manganu w roślinach zielnych ze zbocza grzędy przed kwitnieniem i po okresie kwitnienia należy stwierdzić, że wszystkie zbadane rośliny odznaczają się wyższą zawartością manganu po okresie kwitnienia zarówno w liściach, jak i w łodygach, kłączach i korzeniach.

Tabela 2

Średnie zawartości manganu, miedzi i kobaltu w roślinach zielnych ze zbocza grzędy lasu bukowego w Muszkowicach

Nazwa rośliny	Część morfologiczna	Liczba analiz	Mikroelementy w mg/100 g s.m.					
			Mn		Cu		Co	
			a	b	a	b	a	b
Aegopodium podagraria	liść	3	33,0	41,0	2,36	1,66	0,0180	0,020
	łodyga	3	27,2	30,0	1,62	1,50	0,014	0,017
	korzeń	3	41,8	40,8	1,53	1,61	0,01	0,01
Actaea spicata	liść	3	33,0	36,0	2,50	2,12	0,021	0,023
	łodyga	3	12.0	12,0	0,97	0,84	0,018	0,021
	korzeń	3	25,0	27,0	3,67	3,3	0,015	0,013
Arum maculatum	liść	4	50,0	52,0	2,45	2,22	0,021	0,023
	łodyga	2	4,0	9,3	2,73	2,01	0,017	0,020
	korzeń	2	22,5	26,2	2,21	2,03	0,013	0,014
Asarum europaeum	liść	3	37,0	40,0	1,85	1,80	0,024	0,027
	łodyga	3	35,0	37,2	1,71	1,62	0,016	0,020
	korzeń	3	32,0	33,4	2,23	2,00	0,015	0,013
Asperula odorata	liść	4	31,0	33,0	1,73	1,65	0,022	0,028
	łodyga	4	20,2	23,1	1,34	1,43	0,020	0,021
	korzeń	4	25,0	28,4	1,63	1,56	0,016	0,018
Convallaria maialis	liść	4	28,3	30,2	1,92	1,71	0,025	0,026
	łodyga	4	23,0	26,3	1,34	1,18	0,023	0,025
	korzeń	4	26,6	28,4	1,73	1,70	0,019	0,021
Corydalis cava	liść	5	45,0	46,0	1,49	1,03	0,023	0,027
	łodyga	4	47,0	47,5	1,13	1,01	0,015	0,013
	korzeń	4	17,0	18,4	1,22	1,14	0,012	0,016
Majanthemum bifolium	liść	4	30,0	35,3	2,00	2,05	0,020	0,026
	łodyga	4	18,0	23,5	1,92	1,80	0,013	0,010
	korzeń	4	25,0	29,3	2,01	2,13	0,010	0,050
Mercurialis perennis	liść	3	25,0	41,0	2,28	2,20	0,021	0,024
	łodyga	3	18,0	43,0	2,12	2,20	0,011	0,012
	korzeń	4	22,0	33,0	1,00	1,24	0,010	0,015
Polygonatum multiflorum	liść	5	27,4	30,0	2,00	1,92	0,025	0,028
	łodyga	3	23,6	25,8	1,88	1,65	0,017	0,018
	korzeń	3	18,2	20,3	1,43	1,60	0,020	0,020
Ranunculus lanuginosus	liść	4	25,0	37,0	3,33	3,30	0,022	0,024
	łodyga	3	17,0	41,0	3,53	3,47	0,014	0,016
	korzeń	3	25,0	29,0	3,56	2,90	0,012	0,013

a przed kwitnieniem
b po kwitnieniu

Tabela 3

Średnie zawartości manganu, miedzi i kobaltu w roślinach zielnych z doliny strumienia lasu bukowego w Muszkowicach

Nazwa rośliny	Część morfologiczna	Liczba analiz	Mikroelementy w mg/100 g s.m.					
			Mn		Cu		Co	
			a	*b*	*a*	*b*	*a*	*b*
Aegopodium podagraria	liść	5	21,0	25,0	3,30	2,37	0,014	0,017
	łodyga	5	16,0	20,0	2,40	2,08	0,010	0,011
	korzeń	5	28,0	29,0	2,42	2,30	0,011	0,012
Actaea spicata	liść	4	30,0	32,2	2,80	2,63	0,021	0,023
	łodyga	4	13,0	14,2	1,27	1,02	0,018	0,021
	korzeń	4	23,4	25,0	3,82	3,41	0,018	0,019
Arum maculatum	liść	4	32,0	35,1	2,72	2,50	0,019	0,022
	łodyga	4	6,3	8,0	2,93	2,41	0,016	0,020
	korzeń	4	18,3	25,0	2,51	2,40	0,015	0,018
Asarum europaeum	liść	5	44,2	45,3	2,12	2,25	0,023	0,025
	łodyga	5	42,0	43,2	2,0	2,11	0,020	0,014
	korzeń	5	35,0	35,4	2,38	2,20	0,016	0,018
Asperula odorata	liść	4	22,1	25,3	2,62	2,30	0,020	0,023
	łodyga	5	18,0	20,2	2,34	2,07	0,016	0,014
	korzeń	4	20,6	23,1	1,92	2,13	0,013	0,010
Convallaria maialis	liść	4	22,3	23,0	2,04	1,60	0,025	0,0025
	łodyga	4	19,0	19,6	1,62	1,50	0,020	0,021
	korzeń	4	20,2	21,5	2,10	2,0	0,018	0,019
Corydalis cava	liść	5	25,0	26,0	2,25	2,0	0,010	0,013
	łodyga	5	40,0	41,0	1,52	1,31	0,010	0,012
	korzeń	5	15,0	21,0	1,67	1,43	0,010	0,011
Leucoium vernum	liść	4	8,0	12,0	1,72	1,48	0,019	0,021
	łodyga	4	7,0	13,0	1,65	1,40	0,016	0,018
	korzeń	4	5,0	10,5	1,63	1,50	0,015	0,019
Majanthemum bifolium	liść	5	26,0	27,2	2,34	2,20	0,012	0,022
	łodyga	5	31,1	25,3	2,44	2,12	0,007	0,012
	korzeń	5	23,6	24,1	1,83	1,64	0,011	0,012
Mercurialis perennis	liść	5	20,3	32,0	2,53	2,48	0,019	0,023
	łodyga	5	12,1	27,5	2,32	2,35	0,012	0,010
	korzeń	5	18,0	24,5	1,10	1,32	0,006	0,011
Polygonatum multiflorum	liść	5	24,1	27,9	2,30	2,04	0,016	0,020
	łodyga	5	20,3	24,2	1,73	1,66	0,013	0,010
	korzeń	5	18,1	20,6	1,68	1,82	0,012	0,010

a przed kwitnieniem
b po kwitnieniu

Z wyników analiz zawartości manganu w roślinach zielnych z doliny strumienia (tab. 3) wynika, że i te rośliny wykazują dużą zmienność pod względem zawartości manganu. Ilość manganu w roślinach zielnych z doliny strumienia waha się w granicach od 5 mg/100g s.m. w korzeniach *Leucoium vernum* do 45 mg/100 g s.m. w liściach *Asarum europaeum* po kwitnieniu. Wszystkie zbadane rośliny zielne z doliny strumienia posiadają więcej manganu w liściach, w porównaniu z zawartością tego mikroelementu w innych częściach morfologicznych, podobnie jak rośliny ze zbocza grzędy. Najwyższą zawartość manganu w liściach, łodygach i korzeniach z roślin z doliny strumienia posiada *Asarum europaeum* (35—45 mg/100 g s.m.). Porównując zawartość manganu w roślinach zielnych z tego siedliska przed kwitnieniem i po kwitnieniu należy stwierdzić, że wszystkie rośliny bez wyjątku mają wyższą zawartość manganu po okresie kwitnienia zarówno w liściach, jak i kłączach i korzeniach.

Z wyników analiz zawartości miedzi w roślinach obu siedlisk widać, że zawartość miedzi w porównaniu z zawartością w nich manganu wykazuje znacznie mniejsze ilościowe wahania. Zawartość miedzi w roślinach ze zbocza grzędy waha się w granicach od 1,0 mg/100 g s.m. w korzeniach *Mercurialis perennis* do 3,67 mg/100 g s.m. w korzeniach *Actaea spicata* Wszystkie zbadane rośliny zielne ze zbocza grzędy posiadają mniejszą zawartość miedzi w porównaniu z roślinami z doliny strumienia. Najwyższą zawartość miedzi z roślin zbocza grzędy ma *Ranunculus lanuginosus* (2,9—3,56 mg/100 g s.m.). Najmniejszą zawartość miedzi z tego siedliska wykazuje *Corydalis cava* (1,01—1,49 mg/100 g s.m.). Wszystkie rośliny wykazują niższe zawartości miedzi w łodygach w porównaniu z jej zawartością w liściach i korzeniach. Porównując wyniki analiz zawartości miedzi w roślinach zielnych w tym siedlisku przed kwitnieniem i po kwietnieniu można stwierdzić, że wszystkie zbadane rośliny odznaczają się mniejszą zawartością miedzi po przekwitnieniu.

Z wyników analiz zawartości miedzi w roślinach zielnych z doliny strumienia (tab. 3) widać, że zawartość tego mikroelementu jest w nich wyższa aniżeli wroślinach z siedliska zbocza grzędy. Zawartość miedzi w badanych roślinach z doliny strumienia waha się w granicach 1,1 mg/100 g s.m. w korzeniach *Mercurialis perennis* do 3, 82 mg/100 g s.m. w korzeniach *Actaea spicata.* Wyższą zawartość miedzi w tym siedlisku stwierdzono w korzeniu u *Actaea spicata* (3,82 mg/g s.m.) przed kwitnieniem tej rośliny oraz w liściach *Aegopodium podagraria* i *Asperula odorata* (3,0—3.3 mg/100 g s.m.). Najmniejszą zawartość miedzi w tym siedlisku stwierdziliśmy u *Leucoium vernum* (1,47—1.7 mg/100 g s.m.). Porównując zawartość miedzi w roślinach ze zbocza grzędy z zawartością jej w roślinach z doliny strumienia wynika, że rośliny siedliska doliny strumienia

wykazują mniejsze wahania w zawartości tego mikroelementu aniżeli rośliny ze zbocza grzędy.

Z analiz zawartości kobaltu w roślinach ze zbocza grzędy (tab. 2) i z doliny strumienia (tab. 3) wynika, że zawartość kobaltu w roślinach jest znacznie niższa od pozostałych dwóch mikroelementów. Zawartość kobaltu w roślinach ze zbocza grzędy waha się w granicach od 0,1 mg/100 g s.m. w korzeniach *Aegopodium podagraria* do 0,05 mg/100g s.m. w korzeniach *Majanthemum bifolium*. Wszystkie rośliny w tym siedlisku posiadały wyższą zawartość kobaltu w liściach w porównaniu z zawartością tego mikroelementu w pozostałych częściach organizmu, z wyjątkiem *Majanthemum bifolium*, u której najwięcej kobaltu występuje w korzeniach po kwitnieniu. Najwyższą zawartość kobaltu w tym siedlisku mają w liściach dwa gatunki: *Asarum europaeum* i *Polygonatum multiflorum* (0,027—0,028 mg/100 g s.m.). Z porównania wyników analiz zawartości kobaltu w roślinach zbocza grzędy przed kwitnieniem i po kwitnieniu wynika, że zawartość kobaltu w roślinach po kwitnieniu na ogół wzrasta we wszystkich częściach organizmu roślinnego.

Zawartość kobaltu w roślinach z doliny strumienia waha się w granicach od 0,006 mg/100 g s.m. w korzeniach *Mercurialis perennis* przed okresem kwitnienia do 0,025 mg/100 g s.m. w liściach *Convallaria maialis*. Wszystkie rośliny w tym siedlisku posiadają nieco wyższą zawartość kobaltu w liściach w porównaniu z zawartością tego mikroelementu w pędach, kłączach i korzeniach. Z porównania zawartości kobaltu w roślinach z doliny strumienia przed kwitnieniem i w okresie po kwitnieniu wynika, że zawartość kobaltu w liściach roślin w okresie po kwitnieniu wzrasta.

Z porównania zawartości kobaltu w roślinach ze zbocza grzędy z zawartością kobaltu w roślinach z doliny strumienia widać, że rośliny ze zbocza grzędy posiadają ogólnie wyższe zawartości kobaltu. Wyraźnie to się zaznacza, kiedy porównamy zawartość kobaltu w roślinach tego samego gatunku występującego w obu siedliskach lasu bukowego.

II. Zawartość manganu, miedzi i kobaltu w liściach drzew

Zawartość manganu, miedzi i kobaltu zanalizowano w liściach następujących drzew: w siedlisku zbocza grzędy u *Quercus sessilis, Fagus silvatica, Pinus silvestris* i u *Picea excelsa,* a w siedlisku doliny strumienia u tych samych drzew, poza *Pinus silvestris*.

Wyniki analiz podano w tabelach 4, 5, 6, 7. Z wyników analiz zawartości manganu w liściach drzew ze zbocza grzędy widać, że i drzewa wykazują dużą zmienność pod względem zawartości tego mikroelementu w popiele. Zawartość manganu w liściach badanych drzew waha się w gra-

Tabela 4

Dynamika zawartości badanych mikro- i makroelementów w szpilkach *Pinus silvestris* w okresie wegetacyjnym

Miesiąc	Liczba prób	Mikroelementy w mg/100 g s.m.			Makroelementy w mg/1 g s.m.		
		Mn	Cu	Co	Ca	Mg	K
Muszkowice — zbocze grzędy (Siedlisko I)							
Maj	6	142	1,05	0,0015	6,1	2,7	3,8
Czerwiec	6	120	0,78	0,0016	2,0	1,0	6,0
Lipiec	6	125	0,79	0,0019	2,2	1,2	5,8
Sierpień	6	137	0,86	0,0017	3,6	1,8	5,1
Wrzesień	6	145	0,92	0,0012	4,2	1,92	4,6
Październik	6	150	0,95	0,0013	4,5	1,9	4,2

nicach od 83 mg/100 g s.m. w liściach dębu w maju do 208 mg/100 g s.m. w liściach buka w październiku. Najwięcej manganu w popiele liści z drzew siedliska I stwierdzono u buka, mianowicie 125 do 208 mg/100 g s.m. W siedlisku doliny strumienia zawartość manganu w liściach badanych drzew jest mniejsza w porównaniu z zawartością tego mikroelementu w liściach drzew zbocza grzędy. Zawartość manganu w liściach drzew w tym siedlisku waha się w granicach od 33 mg/100 g s.m. w liściach buka i dębu w maju do 142 mg/100 g s.m. w liściach buka w październiku.

Tabela 5

Dynamika zawartości badanych mikro- i makroelementów w szpilkach *Picea excelsa* w okresie wegetacyjnym

Miesiąc	Liczba prób	Mikroelementy w mg/100 g s.m.			Makroelementy w mg/1 g s.m.		
		Mn	Cu	Co	Ca	Mg	K
Muszkowice — zbocze grzędy (Siedlisko I)							
Maj	5	150	1,05	0,0013	8,5	4,23	4,5
Czerwiec	5	102	0,98	0,0020	3,0	2,06	8,4
Lipiec	5	109	0,90	0,0023	3,1	2,43	10,0
Sierpień	5	128	0,85	0,0021	3,6	2,90	7,4
Wrzesień	5	136	0,79	0,0020	5,1	3,00	7,1
Październik	5	142	0,82	0,0015	5,3	3,08	5,6
Muszkowice — dolina strumienia (Siedlisko II)							
Maj	4	125	1,36	0,00	15,8	4,0	5,0
Czerwiec	5	96	1,15	0,0015	2,2	1,6	8,1
Lipiec	4	100	1,02	0,002	2,6	1,95	9,3
Sierpień	5	102	0,91	0,002	4,9	2,6	8,0
Wrzesień	5	108	0,95	0,0017	6,3	2,7	6,2
Październik	5	110	0,94	0,0015	7,5	2,76	5,0

Najwyższą zawartość manganu w tym siedlisku posiada buk wykazujący średnią z okresu wegetacji, wynoszącą 106,8 mg/100 g s.m. Średnie zawartości badanych mikroelementów dla okresu wegetacyjnego w liściach badanych drzew obu siedlisk przedstawia tabela 8.

Zawartość miedzi w liściach badanych drzew siedliska zbocza grzędy waha się w granicach od 0,78 mg/100 b s.m. w igłach sosny do 1,56 mg/100 gs.m. w liściach dębu. W tym siedlisku najwięcej miedzi w liściach stwierdzono u dębu, mianowicie średnio 1,37 mg/100 g s.m., przy czym można zaznaczyć, że drzewa liściaste w tym siedlisku mają wyższą zawartość miedzi w liściach od drzew szpilkowych. Zawartość miedzi w liściach drzew z doliny strumienia waha się w granicach od 0,91 mg/100 g s.m. w igłach świerka do 2,73 mg/100 g s.m. w liściach dębu. Porównując zawartość miedzi w liściach drzew z obu siedlisk można stwierdzić, że drzewa, tak jak i rośliny zielne, w siedlisku doliny strumienia mają wyższą zawartość tego mikroelementu w popiele. W siedlisku doliny strumienia najwyższą zawartość miedzi wykazuje dąb, średnio 2,16 mg/100 g s.m.

Tabela 6

Dynamika zawartości badanych mikro- i makroelementów w liściach *Fagus silvatica* w okresie wegetacyjnym

Miesiąc	Liczba prób	Mikroelementy w mg/100 g s.m.			Makroelementy w mg/1 g s.m.		
		Mn	Cu	Co	Ca	Mg	K
Muszkowice — zbocze grzędy (Siedlisko I)							
Maj	6	125	1,28	0,0013	4,2	2,0	12,5
Czerwiec	4	147	1,0	0,0014	7,7	1,86	12,1
Lipiec	7	160	0,91	0,0015	9,2	1,6	9,2
Sierpień	4	182	1,0	0,0013	9,3	1,96	,0
Wrzesień	5	194	1,25	0,0012	9,6	2,0	8,8
Październik	6	208	1,21	0,0012	10,2	2,2	8,6
Muszkowice — dolina strumienia (Siedlisko II)							
Maj	5	33	1,42	0,0010	7,8	1,83	12,4
Czerwiec	5	51	1,27	0,0012	8,4	2,15	10,8
Lipiec	5	62	0,96	0,0014	9,0	3,65	9,4
Sierpień	5	98	1,28	0,0012	9,4	3,11	9,2
Wrzesień	5	125	1,56	0,0011	9,6	3,2	8,9
Październik	5	142	1,54	0,0010	10,2	3,2	8,8

Zawartość kobaltu w liściach badanych drzew ze zbocza grzędy waha się w granicach od 0,001 mg/100 g s.m. w liściach dębu do 0,0023 mg/100 g s.m. w igłach świerka. W tym siedlisku najwyższą zawartość kobaltu posiadają igły świerka, mianowicie średnio 0.0019 mg/100 g

Tabela 7

Dynamika zawartości badanych mikro- i makroelementów w liściach *Quercus sessilis* w okresie wegetacyjnym

Miesiąc	Liczba prób	Mikroelementy w mg/100 g s.m.			Makroelementy w mg/1 g s.m.		
		Mn	Cu	Co	Ca	Mg	K
Muszkowice — zbocze grzędy (Siedlisko I)							
Maj	6	83	1,56	0,0014	2,0	1,2	16,7
Czerwiec	6	96	1,45	0,0018	3,67	1,33	13,8
Lipiec	6	108	1,23	0,0020	5,3	1,68	11,2
Sierpień	6	144	1,28	0,0016	6,8	1,80	10,4
Wrzesień	6	172	1,35	0,0011	7,9	2,10	7,9
Październik	6	190	1,32	0,0010	8,5	2,13	6,8
Muszkowice — dolina strumienia (Siedlisko II)							
Maj	4	33	2,73	0,0007	2,1	2,00	20,3
Czerwiec	4	45	2,40	0,0009	7,8	1,80	18,2
Lipiec	4	50	1,86	0,0010	10,1	1,82	13,6
Sierpień	4	61	1,92	0,0009	10,2	2,2	11,4
Wrzesień	4	74	2,05	0,0009	10,0	3,0	8,2
Październik	4	76	2,01	0,0007	10,2	3,4	7,6

s.m., a najniższą średnią zawartość z okresu wegetacyjnego posiada buk, mianowicie 0,0013 mg/100 g s.m. Ogólnie można stwierdzić, że w szpilkach drzew iglastych występuje nieco wyższa zawartość kobaltu aniżeli w liściach drzew liściastych. Zawartość kobaltu w liściach badanych drzew z siedliska doliny strumienia waha się w granicach od 0,0007 mg/100 g s.m. w liściach dębu do 0,002 mg/100 g s.m. w igłach świerka. W tym siedlisku zaznacza się wyraźnie niższa zawartość kobaltu w liściach badanych drzew w porównaniu z zawartością tego mikroelementu w liściach drzew ze zbocza grzędy.

Tabela 8

Średnie zawartości Mn, Cu i Co w liściach drzew z okresu wegetacji w mg/100 g s.m.

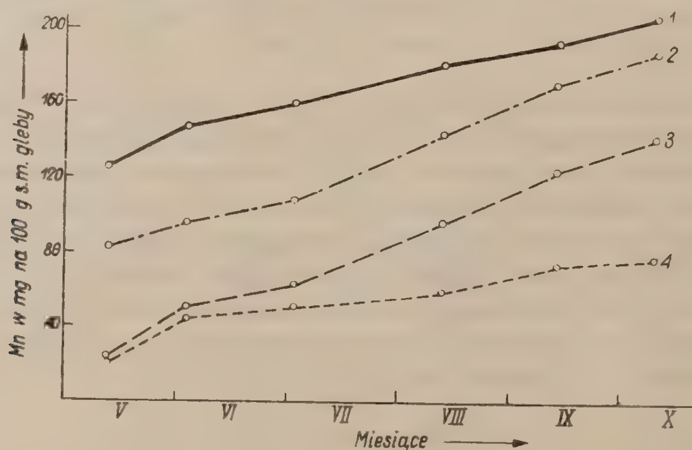
Nazwa drzewa	Siedlisko I			Siedlisko II		
	Mn	Cu	Co	Mn	Cu	Co
Picea excelsa	127,83	0,916	0,0019	106,8	1,06	0,0016
Pinus silvestris	136,5	0,9	0,0015	—	—	
Fagus silvatica	169,3	1,11	0,0013	85,17	1,370	0,0012
Quercus sessilis	132,2	1,37	0,0015	56,5	2,16	0,0009

Z otrzymanych przez nas wyników wyraźnie widać, że rośliny zielne w siedlisku lasu bukowego w Muszkowicach zawierały znacznie mniej manganu od drzew. Zawartość manganu w roślinach zielnych z obu siedlisk waha się w granicach od 5 do 50 mg/100 g s.m., a w liściach drzew od 33 do 208 mg/100 g s.m. Natomiast miedzi stwierdzono więcej w roślinach zielnych aniżeli w liściach drzew. Zawartość miedzi w roślinach zielnych z obu siedlisk waha się od 0,97 do 3,8 mg/100 g s.m., a w liściach drzew od 0,6 do 2,73 mg/100 g s.m. Zawartość kobaltu w roślinach zielnych obu siedlisk waha się w granicach od 0,007 do 0,05 mg/100 g s.m., a w liściach drzew od 0,0007 do 0,0023 mg/100 g s.m. Wielkości te wskazują na znacznie wyższą zawartość kobaltu w roślinach zielnych.

III. Dynamika zmian zawartości badanych pierwiastków w okresie wegetacyjnym

A) W liściach drzew:

Dynamikę zmian zawartości badanych mikroelementów w roślinach w okresie wegetacyjnym przedstawiają wykresy graficzne, sporządzone na podstawie wyników zebranych w tabelach 4—7. Wyniki analiz chemicz-



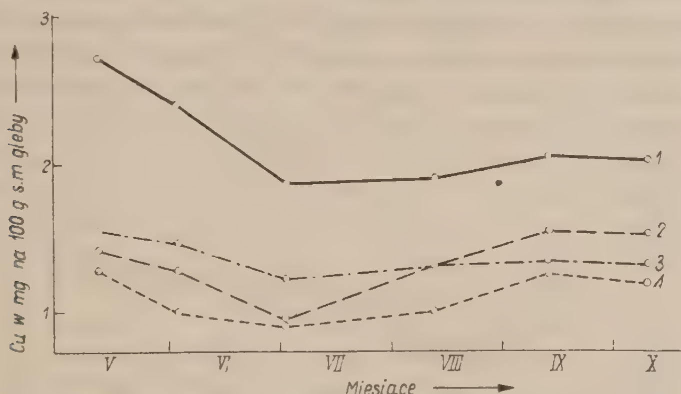
Wykres VI. Zmiany w zawartości manganu w liściach dębu i buka w ciągu okresu wegetacyjnego w obu siedliskach lasu bukowego w Muszkowicach

1 — buk z siedliska zbocza grzędy, 2 — dąb z siedliska zbocza grzędy, 3 — buk z siedliska doliny strumienia, 4 — dąb z siedliska doliny strumienia

nych opracowano statystycznie, metodą doświadczeń kombinowanych. Różnice między kombinacjami są udowodnione. Zbadany przedział ufności nie zawsze jednak wykazuje istotne zróżnicowania dla poszczególnych

miesięcy i stanowisk, ze względu na to, że średnie wartości dla poszczególnych kombinacji mało różnią się między sobą (niektóre są powtarzalne w różnych miesiącach). Istotność zróżnicowania przyjmujemy na podstawie analizy zmienności i testu „F" Snedecora. Test Snedecora wykazuje, że zróżnicowanie dla kombinacji miesięcy, stanowisk i współdziałania miesięcy i stanowisk jest r z e c z y w i s t e.

Mamy zatem rzeczywiste różnice w zawartości badanych pierwiastków w roślinach w różnych punktach okresu wegetacyjnego. Na wstępie tego



Wykres VII. Zmiany w zawartości miedzi w liściach dębu i buka w ciągu okresu wegetacyjnego w obu siedliskach lasu bukowego w Muszkowicach

1 — dąb z siedliska doliny strumienia; *2* — buk z siedliska doliny strumienia; *3* — dąb z siedliska zbocza grzędy; *4* — buk z siedliska zbocza grzędy

zagadnienia można zaznaczyć, że różnica w przebiegu krzywych zawartości badanych pierwiastków u drzew liściastych i u drzew szpilkowych jest wyraźnie widoczna.

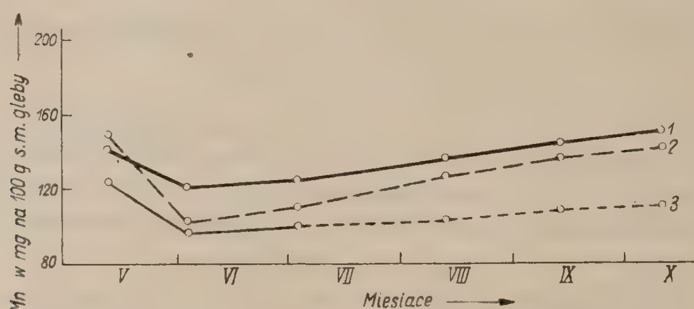
U d r z e w l i ś c i a s t y c h (*Fagus silvatica, Quercus sessilis*) w obu siedliskach zawartość manganu w liściach wzrasta wraz z przebiegiem okresu wegetacji (Wykres VI). Od maja do października zawartość manganu w liściach tych drzew wzrosła przeszło dwukrotnie.

Zawartość m i e d z i w liściach buka i dębu (wykres VII) zmienia się w okresie wegetacji w mniejszym stoniu i nieco inaczej w porównaniu ze zmianami zawartości manganu u tych drzew. Znamiennym wydaje się fakt spadku zawartości miedzi w liściach, w ciągu czerwca i lipca, u wyżej wymienionych drzew z obu siedlisk. Natomiast w ciągu sierpnia i września następuje wzrost zawartości miedzi w liściach tych drzew. Wartość miedzi w liściach tych drzew zanotowana w październiku jest bliska ilości podanej z miesiąca września. Można więc przyjąć, że niższą zawartość miedzi w liściach mają drzewa w ciągu lata.

Mimo bardzo małych ilości kobaltu w liściach badanych drzew daje się zauważyć niewielki wzrost tego mikroelementu od maja do lipca. Od sierpnia do października zawartość kobaltu w liściach drzew zmniejsza się.

Przebieg zmian zawartości wapnia w liściach drzew jest podobny do przebiegu krzywej zawartości manganu w okresie wegetacyjnym, a więc w ciągu tego okresu odbywa się stały wzrost zawartości wapnia.

Magnez ulega małym wahaniom w okresie wegetacji. W liściach dębu z obu siedlisk i w liściach buka z siedliska doliny strumienia stwierdzono powolny wzrost zawartości magnezu w liściach od maja do października, natomiast w liściach buka ze zbocza grzędy zawartość magnezu



Wykres VIII. Zmiany w zawartości manganu w igłach sosny i świerka w ciągu okresu wegetacyjnego w lesie bukowym w Muszkowicach

1 — sosna z siedliska zbocza grzędy, *2* — świerk z siedliska zbocza grzędy, *3* — świerk z siedliska doliny strumienia

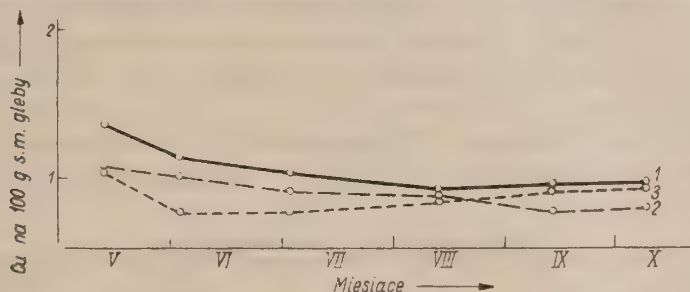
utrzymuje się prawie na tym samym poziomie przez cały okres wegetacji. Zawartość potasu w liściach tych drzew malała stopniowo od maja do października.

Inaczej nieco przebiegają zmiany zawartości badanych pierwiastków w okresie wegetacyjnym drzew szpilkowych. (Wykres VIII i IX). Najwyższą zawartość manganu i miedzi stwierdzono w szpilkach sosny i świerka w maju. Najniższą zawartość manganu w szpilkach tych drzew zanotowano w czerwcu. Od tego miesiąca następuje ciągły i powolny wzrost zawartości manganu w szpilkach. Największą różnicę w zawartości manganu w szpilkach, występującą w okresie między miesiącem majem a czerwcem, zanotowano w szpilkach sosny. Różnica ta wynosi 48 mg/100 g s.m. Wyraźne różnice w zawartości miedzi w liściach drzew szpilkowych zaznaczyły się jedynie w okresie między miesiącem majem a czerwcem. W pozostałych miesiącach zawartość miedzi w szpilkach drzew iglastych wydaje się statyczną.

Zawartość kobaltu w szpilkach drzew iglastych ulega również zmianom w ciągu okresu wegetacyjnego. Najwyższą zawartość kobaltu w szpilkach stwierdzono w lipcu i w sierpniu. Wyraźnie zaznacza się wzrost zawartości kobaltu w szpilkach od wczesnej wiosny do lata; od sierpnia zanotowano spadek zawartości tego mikroelementu.

Zawartość wapnia i magnezu w okresie wegetacyjnym w szpilkach badanych drzew iglastych zachowuje się podobnie jak u drzew liściastych. Najwyższą zawartość tych pierwiastków w szpilkach wiosną należy tłumaczyć prawdopodobnie udziałem szpilek z poprzedniego roku. W czerwcu, kiedy bardzo wybitnie dominuje udział młodych szpilek, stwierdziliśmy znaczny spadek zawartości wapnia i magnezu, a następnie od lipca aż do października stopniowy wzrost zawartości tych pierwiastków.

Najmniej potasu w szpilkach zanotowano w maju, najwięcej w miesiącach letnich. Od sierpnia zawartość potasu w szpilkach maleje.



Wykres IX. Zmiany w zawartości miedzi w igłach sosny i świerka w ciągu okresu wegetacyjnego w lesie bukowym w Muszkowicach

1 — sosna z siedliska zbocza grzędy, *2* — świerk z siedliska zbocza grzędy, *3* — świerk z siedliska doliny strumienia

Różnice między przebiegiem zmian zawartości badanych pierwiastków w okresie wegetacyjnym u drzew liściastych i u drzew szpilkowych wynikają prawdopodobnie z właściwości rozwojowych tych roślin.

B) W roślinach zielnych

Rośliny zielne również wykazują zmiany w zawartości badanych pierwiastków w okresie wegetacyjnym. Z uwagi na fakt, że rośliny zielne runa lasu bukowego mają bardzo krótki okres wegetacji, dokonano analiz chemicznych zawartości pierwiastków tylko w dwóch stadiach ich rozwoju, a mianowicie przed okresem kwitnienia i po przekwitnieniu. Na tej podstawie również można mówić o istnieniu zmian zawartości pierwiastków w roślinach zielnych w okresie ich rozwoju. Wszystkie rośliny zielne obu siedlisk wykazują zwiększone zawartości manganu po przekwitnieniu Największy wzrost zawartości manganu zanotowano w liściach u *Mer-*

curialis perennis w obu siedliskach. Podobnie do manganu zachowuje się kobalt. Największy wzrost kobaltu w ciągu swego rozwoju wykazał gatunek *Mayanthemum bifolium* w obu siedliskach. Większość roślin z obu siedlisk lasu bukowego wykazała niższą zawartość miedzi po przekwitnieniu. Największą różnicę zanotowano w liściach *Aegopodium podagraria* również w obu siedliskach.

Opracowanie statystyczne wyników analiz zawartości mikroelementów w liściach badanych drzew

Wyniki analiz chemicznych opracowano statystycznie metodą doświadczeń kombinowanych przy współczynniku ufności 0,05. Różnice między kombinacjami są udowodnione. Zbadany przedział ufności nie zawsze jednak wykazuje istotne zróżnicowanie dla poszczególnych miesięcy i stanowisk, ze względu na to, że średnie wartości dla poszczególnych kombinacji mało się różnią i są powtarzalne w różnych miesiącach, zależnie od stanowiska. Istotne zróżnicowanie przyjmujemy na podstawie analizy zmienności i testu „F" Snedecora.

Test Snedecora wykazuje, że zróżnicowanie dla kombinacji, miesięcy. i stanowisk, oraz współdziałania miesięcy i stanowisk, jest istotne.

Średnie zawartości Mn w liściach buka

Miesiące / Stanowiska	V	VI	VII	VIII	IX	X	Średnie dla stanowisk
zbocze grzędy	125	147	160	182	194	208	169
dolina strumienia	33	50	62	98	125	142	84
średnie dla miesięcy	79	98	111	140	160	175	

S_d kombinacji = 4,13 przedział ufności = 8,26
S_d miesięcy = 2,92 przedział ufności = 5,84
S_d stanowisk = 1,685 przedział ufności = 3,37

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Srednie kwadratów	Test Snedecora
miesiąc	5	70499	14099,8	F**
stanowisk	1	108800	108800	F**
współdziałania miesięcy i stanowisk	5	3812	762,4	F**
nieścisło´ci	48	2046	42,6	
ógólna	59	185157		

Średnie zawartości Cu w liściach buka

Miesiące / Stanowiska	V	VI	VII	VIII	IX	X	Średnie dla stanowisk
zbocze grzędy	1,28	1,00	0,91	1,00	1,25	1,21	1,11
dolina strumienia	1,42	1,27	0,96	1,28	1,56	1,54	1,34
średnie dla miesięcy	1,35	1,14	0,94	1,14	1,41	1,38	

s_d kombinacji = 0,0214 przedział ufności = 0,0427
s_d miesięcy = 0,2591 przedział ufności = 0,5182
s^d stanowisk = 0,2299 przedział ufności = 0,4598

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
miesiący	5	1,6793	0,33586	F**
stanowisk	1	0,7928	0,7928	F**
współdziałania miesiący i stanowisk	5	0,1712	0,03424	F**
nieścisłości (interakcje dla błędu)	48	0,0548	0,00114	
ogólna	59	2,6981		

Średnie zawartości Cu w liściach dębu

Miesiące / Stanowiska	V	VI	VII	VIII	IX	X	Średnie dla stanowisk
zbocze	1,56	1,45	1,23	1,28	1,35	1,32	1,37
dolina strumienia	2,73	2,40	1,86	1,92	2,05	2,01	2,16
średnie dla miesięcy	2,15	1,93	1,55	1,60	1.70	1,67	

s_d kombinacji = 0,7844 przedział ufności = 0,0226
s_d miesięcy = 0,3036 przedział ufności = 0,6072
s_d stanowisk = 0,01127 przedział ufności = 1,5688

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
miesięcy	5	2,7652	0,5530	F**
stanowisk	1	11,0714	11,0714	F**
współdziałania miesięcy i stanowisk	5	1,0606	0,2121	F**
nieścisłości	60	0,0456	0,00076	
ogólna	71	14,9428		

Średnie zawartości Mn w liściach dębu

Miesiące / Stanowiska	V	VI	VII	VIII	IX	X	Średnie dla stanowisk
zbocze grzędy	83	96	108	144	172	190	132,2
dolina strumienia	33	45	50	61	74	76	56,5
średnie dla miesięcy	58	70,5	79	102,5	123	133	

S_d kombinacji = 1,23 przedział ufności = 2,46
S_d miesięcy = 42,27 przedział ufności = 84,54
S_d stanowisk = 75,7 przedział ufności = 151,4

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
miesięcy	5	53590,3	10718,1	F**
stanowisk	1	103058	103058	F**
współdziałania miesięcy i stanowisk	5	11295,7	2259,1	F**
nieścisłości	60	275	4,583	
ogólna	71	168219		

Średnie zawartości Cu w igłach świerka

Miesiące / Stanowiska	V	VI	VII	VIII	IX	X	
zbocze grzędy	1,05	0,98	0,90	0,85	0,79	0,82	0,90
dolina strumienia	1,36	1,15	1,02	0,91	0,95	0,94	1,06
średnie dla miesięcy	1,21	1,07	0,96	0,88	0,87	0,88	

S_d kombinacji = 0,0151 przedział ufności = 0,0302
S_d miesięcy = 0,190 przedział ufności = 0,38
S_d stanowisk = 0,498 przedział ufności = 0,996

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
miesięcy	5	0,9028	0,15056	F**
stanowisk	1	0,3715	0,3715	F**
współdziałania miesięcy i stanowisk	5	0,0860	0,0172	F**
nieścisłości	48	0,0274	0,00057	
ogólna	59	1,3877		

Średnie zawartości Mn w igłach świerka

Miesiące / Stanowiska	V	VI	VII	V	IX	X	Średnie dla stanowisk
zbocze grzędy	105	102	109	128	136	142	126
dolina strumienia	125	96	100	102	108	110	107
średnie dla miesięcy	138	99	105	115	122	126	

S_d kombinacji = 1,568 przedział ufności = 3,136
S_d miesięcy = 20,099 przedział ufności = 40,19
S_d stanowisk = 21,52 przedział ufności = 43,04

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
miesięcy	5	10098,3	2019,7	F**
stanowisk	1	6948,3	6948,3	F**
współdziałania miesięcy i stanowisk	5	1117,7	223,5	F**
nieścisłości	48	293,0	6,105	
ogólna	59	18457,3		

Średnie zawartości Mn w igłach sosny

Miesiące	V	VI	VII	VIII	IX	X
	142	120	125	137	145	150

S_d = 1,726 przedział ufności = 3,52

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
kombinacji	5	4137	827,4	F**
nieścisłości	30	268	8,93	
ogólna	35	4405		

Średnie zawartości Cu w igłach sosny

Miesiące	V	VI	VII	VIII	IX	X
	1, 5	0.78	0.79	0,86	0,92	0,95

S_d = 0.01333 przedział ufności = 0.027

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
kombinacji	5	0,3285	0,06557	F**
nieścisłości	30	0,0160	0.00 533	
ogólna	35	0,3445		

Średnie zawartości Co w liściach buka

Miesiące / Stanowiska	V	VI	VII	VIII	IX	X	Średnia dla stanowisk
zbocze grzędy	0,0013	0,0014	0,0015	0,0013	0,0012	0,0012	0,0013
dolina strumienia	0,0010	0,0012	0,0014	0,0012	0.0011	0,0010	0,0011
średnie dla miesięcy	0,00115	0,0013	0,C014	0.0012	0,0011	0,0010	

S_d kombinacji = 0,0000245 przedział ufności = 0,0000490
S_d miesięcy = 0,000180 przedział ufności = 0,000360
S_d stanowisk = 0,000157 przedział ufności = 0,000314

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
miesięcy	5	0,00000081	0,000000162	F**
stanowisk	1	0,00000037	0,000000370	F**
współdziałania miesięcy i stanowisk	5	0,00000009	0,000000018	—
nieścisłości	48	0,00000073	0,000000015	
ogólna	59	0,00000200		

Średnie zawartości Co w liściach dębu

Miesiące / Stanowisko	V	VI	VII	VIII	IX	X	Średnie dla stanowisk
zbocze grzędy	0,0014	0,0018	0,0018	0,0016	0,0011	0,0010	0,0015
dolina strumienia	0,0007	0,0009	0,0010	0,0009	0,0009	0,0006	0,0008
średnie dla miesięcy	0,0010	0,0014	0,0015	0,0012	0,0010	0,0008	

S_d kombinacji = 0,0000141 przedział ufności = 0,0000282
S_d miesięcy = 0,000361 przedział ufności = 0,000721
S_d stanowisk = 0,000632 przedział ufności = 0,001264

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
miesięcy	5	0,00000264	0,00000053	F**
stanowisk	1	0,00000481	0,00000481	F**
współdziałania miesięcy i stanowisk	5	0,00000099	0,00000020	F**
nieścisłości	36	0,00000015	0,0000000[illegible]	
ogólna	47	0,00000859		

Średnie zawartości Co w szpilkach świerka

Miesiące / Stanowiska	V	VI	VII	VIII	IX	X	Średnie dla stanowisk
zbocze grzędy	0,0013	0,0020	0,0023	0,0021	0,0020	0,0015	0,00185
dolina strumienia	0,0010	0,0015	0,0020	0,0020	0,0019	0,0015	0,0016
średnie dla miesięcy	0,0011	0,0018	0,00215	0,0010	0,0018	0,0015	

S_d kombinacji = 0,0000693 przedział ufności = 0,0001386
S_d miesięcy = 0,000529 przedział ufności = 0,001058
S_d stanowisk = 0,000250 przedział ufności = 0,000500

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
miesięcy	5	0,00000700	0,000001400	F**
stanowisk	1	0,00000093	0,000000930	F**
współdziałania miesięcy i stanowisk	5	0,00000043	0,000000086	F**
nieścisłości	48	0,00000058	0,000000012	
ogólna	59	0,00000894		

Średnie zawartości Co w igłach sosny

Miesiące / Stanowisko	V	VI	VII	VIII	IX	X
zbocze grzędy	0,0015	0,0016	0,0019	0,0017	0,0012	0,0013

s_d = 0,0000412 przedział ufności = 0,0000814

Analiza zmienności

Zmienność	Liczba stopni swobody	Suma kwadratów	Średnie kwadratów	Test Snedecora
miesięcy	5	0,00000213	0,000000426	F**
nieścisłości	30	0,00000014	0,000000005	
ogólna	35	0,00000227		

DYSKUSJA

I. Mangan, miedź i kobalt w glebie

Wyniki analiz zawartości manganu dostępnego roślinom wykazały wyższą zawartość tego mikroelementu w glebie siedliska zbocza grzędy, mimo że należałoby się spodziewać jego wyższej zawartości w glebie z siedliska doliny strumienia z uwagi na intensywniejszy proces rozkładu substancji organicznej, co podaje w swojej pracy A. Musierowicz (1956). Fakt niższej zawartości dostępnego roślinom manganu w glebie siedliska doliny strumienia można wytłumaczyć dość dużą zawartością wapnia, który zdaniem Snidera, Skindera i Piszczka (1951) zmniejsza w glebie ilość przyswajalnego manganu. Tę zależność ilustruje podany wykres sporządzony na podstawie własnych wyników z przeprowadzonych analiz chemicznych. Ilość dostępnego manganu w glebie wiąże się również z jej odczynem. Odczyn gleby z siedliska doliny strumienia wynosi pH 6—7. Według E. Russela (1931) przy takim pH ilość przyswajalnego manganu w glebie jest z reguły mała. Zależność między zawartością przyswajalnego manganu w glebie lasu bukowego w Muszkowicach a jej kwasowością (pH) ilustruje wykres I (str. 108) sporządzony na podstawie własnych wyników analiz chemicznych. Według naszych danych wyższej zawartości dostępnego potasu w glebie ze zbocza grzędy odpowiada wyższa zawartość dostępnego roślinom manganu, co potwierdza dane Kamosuta i Okada (1955). Natomiast gleba z siedliska doliny strumienia zawiera wyższą zawartość magnezu w porównaniu z glebą siedliska zbocza grzędy. Według M. Lohnis (1951)

magnez obniża w glebie zawartość przyswajalnego manganu. W tym zagadnieniu nie można pominąć znaczenia tak ważnego czynnika siedliskowego, jakim jest wilgotność gleby. Jak podano wyżej, gleba z doliny strumienia odznacza się znacznie większą wilgotnością w porównaniu z glebą siedliska zbocza grzędy. Można więc przypuszczać, że dość duża wilgotność gleby umożliwia odtwarzanie się przyswajalnego roślinom manganu przy słabych warunkach przewietrzenia, jednakże zgodnie z badaniami E. K. Krugłowej (1956) odczyn gleby winien być w takim przypadku wyższy od pH = 7. W naszym zaś przypadku odczyn gleby waha się w granicach pH 6 do 7, a warunki przewietrzania w glebie doliny strumienia są dość dobre z uwagi na dość znaczną zawartość węglanu wapnia.

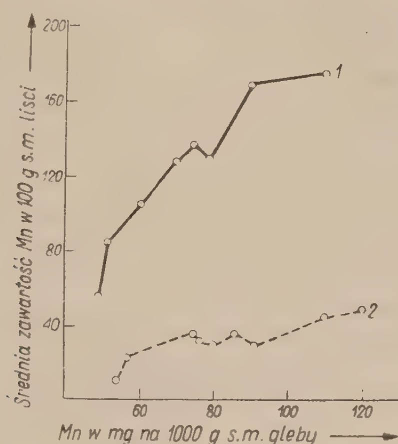
Z przedstawionych wyników analizy zawartości w glebie dostępnej roślinom miedzi obu siedlisk lasu bukowego w Muszkowicach nie można na podstawie naszych danych potwierdzić spostrzeżeń J. Siedleckiego (1947) o występowaniu mniejszych ilości miedzi w warstwach dolnych profilu glebowego. Być może, rozprzestrzenienie miedzi w profilu glebowym lasu bukowego w Muszkowicach jest wynikiem specyficznego układu warunków, a więc przede wszystkim istniejącego procesu erozyjnego na zboczu grzędy i degradacji górnej warstwy próchniczej gleby w dolinie strumienia. Większa zawartość dostępnej roślinom miedzi w glebie doliny strumienia, w porównaniu z jej zawartością w glebie zbocza grzędy, jest, być może, wynikiem intensywniejszego procesu mineralizacji substancji organicznej w siedlisku doliny strumienia, co wykazała w swych badaniach bakteriologicznych J. Stabrowska (1956). Z przeprowadzonych przez nas analiz chemicznych wynika, że istnieje zależność między zawartością dostępnej miedzi w glebie a jej kwasowością (wykres III). W lesie bukowym w Muszkowicach najwyższe wartości dostępnej roślinom miedzi posiada gleba o odczynie słabo kwaśnym. Stwierdzona wyższa zawartość kobaltu przyswajalnego w glebie z siedliska doliny strumienia, w porównaniu z jego zawartością w glebie z siedliska zbocza grzędy, pozostaje w prostym związku z wyższą zawartością w glebie węglanu wapnia (wykres V), którego duże ilości znajdują się zwłaszcza w trzeciej warstwie profilu glebowego. Jest to zgodne z poglądem D. P. Malugi (1946), który pisze, że gleby pozostające w związku ze skałami silnie zasadowymi odznaczają się wyższą zawartością kobaltu. Jednakże i przez nas podana ilość kobaltu, nawet w glebie z doliny strumienia, nie jest duża, co można wytłumaczyć — powołując się na wyniki badań Mitchella (A. Maksimow 1954) — tym, że rozpuszczalność związków kobaltu w glebie już od pH 5 wzwyż znacznie się zmniejsza. Zależność między zawartością przyswajalnego kobaltu w glebie lasu bukowego w Muszkowicach a kwasowością gleby przedstawia wykres IV. Różnica w zawartości kobaltu w glebie siedliska

zbocza grzędy i glebie siedliska doliny strumienia wyraźnie jest widoczna w warstwach drugich profilu glebowego. Prawdopodobnie ta różnica wynika z różnicy w zawartości frakcji gliniastej w warstwie drugiej w glebie tych siedlisk, bo jak wynika z badań A. Hilla z tą właśnie frakcją jest głównie związane występowanie kobaltu w każdej glebie. Na podstawie wyników naszych analiz nie możemy powiedzieć, że zawartość w glebie przyswajalnego magnezu i potasu wpływa w jakikolwiek sposób na zawartość dostępnego roślinom w glebie kobaltu. Być może, wyższa zawartość dostępnego roślinom kobaltu w glebie z siedliska doliny strumienia pozostaje w związku z wyższą wilgotnością tej gleby. Wiosną właśnie, kiedy dno jaru zalewane jest silnie wodami strumienia, w glebie tego siedliska stwierdzono najwyższą zawartość dostępnego roślinom kobaltu w ciągu całego okresu wegetacyjnego, a mianowicie 4,7 mg/kg s.m. gleby (wartość średnia). Jesienią (miesiąc wrzesień bardzo suchy w tych okolicach) wartość dostępnego dla roślin kobaltu w tej glebie jest znacznie niższa, a jej średnia wynosi 2,9 mg/kg s.m. gleby.

2. Wpływ warunków siedliskowych na zawartość manganu, miedzi i kobaltu w roślinach

Ogólnie panuje pogląd w chemicznej ekologii roślin, że zawartość mikroelementów w roślinie nie zależy od ich zawartości w podłożu (A. P. Winogradow 1952). Pogląd ten jest oparty na podstawie obserwacji, że nie wszystkie rośliny na podłożu o większej koncentracji jakiegoś mikroelementu wykazują w swych tkankach wyższą jego zawartość od średniej. Również według J. Wehrmanna (1955) związek między zawartością manganu w glebie a zawartością manganu w roślinie nie istnieje. Ten pogląd wydaje się słuszny, jeżeli bada się związek między zawartością manganu w roślinie a zawartością całkowitą (ogólną) tego mikroelementu w glebie, a więc nie tylko ilość jego dostępną roślinie, ale i ilość w formie nieprzyswajalnej. Taki właśnie związek badał J. Wehrmann. W naszych badaniach wzięliśmy pod uwagę tylko mangan w formie dostępnej roślinom, a więc przez nie przyswajalnej. Wyniki naszych analiz chemicznych pozwalają nam stwierdzić, że istnieje związek zależności między zawartością manganu w roślinach a zawartością tego mikroelementu w glebie w formie przyswajalnej dla roślin. Zależność ta została przedstawiona na wykresie graficznym (str. 133) zarówno dla roślin zielnych, jak i drzew z obu badanych siedlisk ekologicznych. Z wykresu tego można odczytać, że wyższym wartościom przyswajalnego manganu w glebie odpowiadają wyższe wartości manganu w roślinach. Na tabeli 9 wykazaliśmy stopień nagromadzenia w badanych roślinach manganu, miedzi

i kobaltu, przy określonych ilościach tych mikroelementów w formie przyswajalnej w glebie obu siedlisk lasu bukowego w Muszkowicach. Dane umieszczone na tej tabeli wykazują, że rośliny siedliska zbocza grzędy, którego gleba zawiera większe ilości dostępnego roślinom manganu, posiadają wyższy stopień nagromadzenia tego pierwiastka w swych tkankach.



Wykres X. Zależność zawartości manganu w roślinach zielnych i w liściach drzew od ilości czynnego manganu w glebie w lesie bukowym w Muszkowicach
1 — rośliny zielne, *2* — drzewa

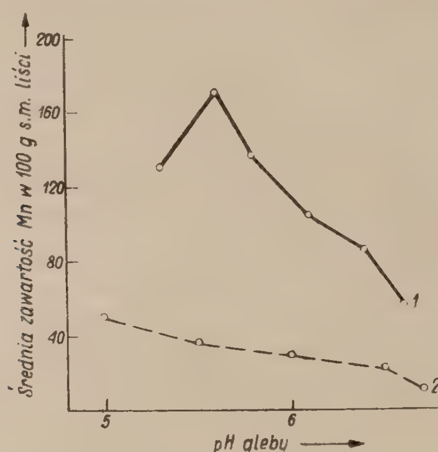
Jak wiadomo z badań E. Russela (1931) i J. Erkama (1950), kwasowość gleby warunkuje w niej ilość dostępnego manganu, a ponieważ, jak wykazaliśmy, pomiędzy zawartością manganu w roślinie a ilością przyswajalnego manganu w glebie istnieje bezpośrednia zależność, przeto

Tabela 9

Ilość nagromadzonych mikroelementów (mangan, miedź i kobalt) w roślinach, a ich zawartość w formie przyswajalnej w glebie obu siedlisk lasu bukowego w Muszkowicach w mg/1 kg s.m.

Mikroelementy	Siedlisko	W glebie	W liściach drzew	W liściach roślin zielnych
Mn	zbocze grzędy	60—120	830—2080	250—500
	dolina strumienia	41—70	330—1420	80—453
Cu	zbocze grzędy	7,85—18,4	7,8—15,6	10,3—33,0
	dolina strumienia	12,5—33,0	9,4—27,3	14,0—33,0
Co	zbocze grzędy	1,1—2,87	0,000—0,023	0,18—0,28
	dolina strumienia	2,06—3,5	0,009—0,020	0,10—0,25

odczyn gleby jest czynnikiem najważniejszym, pośrednio wpływającym na stopień nagromadzenia manganu w roślinach. Zależność między zawartością manganu w roślinach a kwasowością gleby lasu bukowego w Muszkowicach przedstawia wykres XI. Z tego wykresu widać, że ro-



Wykres XI. Zależność zawartości manganu w roślinach zielnych w liściach drzew od kwasowości (*pH*) gleby w lesie bukowym w Muszkowicach

śliny zielne w lesie bukowym w Muszkowicach posiadają najwyższą zawartość manganu przy pH 5, a drzewa przy pH 5,6. W granicach odczynu obojętnego gleby badane rośliny wykazały najniższą zawartość manganu, co jest zgodne z wyrażonym poglądem E. Russela (1931). Różnice w kwasowości gleby, między siedliskiem zbocza grzędy a siedliskiem doliny strumienia, są przyczyną dość znacznych różnic w nagromadzeniu manganu nawet w tkankach roślin tych samych gatunków występujących w obu siedliskach. Szczególnie duże różnice w zawartości manganu zaznaczyły się w liściach *Fagus silvatica* i *Quercus sessilis* (Tab. 10).

Tabela 11 podaje natomiast różnice w nagromadzeniu manganu u roślin zielnych przy różnym pH gleby w lesie bukowym w Muszkowicach. Nasze analizy przeprowadzone na roślinach w ich naturalnym siedlisku, gdzie przebieg procesów glebowych nie jest zakłócony działalnością uprawową człowieka, potwierdzają wyniki doświadczeń J. Wehrmanna (1955), że ilość nagromadzonego manganu w tkankach roślin, przy zakwaszeniu gleby pH 6, jest stosunkowo wyrównana. Ponieważ mangan w glebie występuje w formie utlenionej, jest on tym lepiej przez rośliny przyswajalny, im więcej występuje w glebie czynników utleniających, a stąd wniosek, że procesy redukcji w glebie przebiegają tym prędzej.

Tabela 10

Zawartość manganu w liściach *Fagus silvatica* i *Quercus sessilis* przy różnym pH gleby w lesie bukowym w Muszkowicach
w mg/100 g s.m.

pH	*Fagus silvatica*	*Quercus sessilis*
5,2	—	132,2
5,5	169,3	110,2
6,0	118,5	76,8
6,5	85,2	—
6,6	—	56,5
6,8	63,4	42,9

Tabela 11

Zawartość manganu u *Aegopodium podagraria*, *Actea spicata* i *Corydalis cava* przy różnym pH gleby w lesie bukowym w Muszkowicach
w mg/100 g s.m.

pH	*Aegopodium podagraria*	*Actea spicata*	*Corydalis cava*
5,0	50,6	—	46,4
5,2	41,0	—	46,0
5,5	34,3	36,7	38,7
6,2	25,3	30,0	29,1
6,5	25,0	21,2	26,2

im wyższa jest wartość pH i im wyższa jest zawartość łatwo utleniających się organicznych substancji (w lesie w Muszkowicach w siedlisku zbocza grzędy). Dlatego kwasowość gleby jest najważniejszym czynnikiem warunkującym stopień nagromadzenia manganu w roślinie, przede wszystkim w tych glebach, gdzie ilość ogólnego manganu jest normalna. Przy bardzo niskich zawartościach manganu w glebie czynnik ten może być zupełnie nieistotny, bo jak stwierdziliśmy w lesie bukowym w Muszkowicach, przede wszystkim istnieje bezpośrednia zależność między zawartością dostępnego w glebie manganu a stopniem nagromadzenia w roślinie tego pierwiastka. Niższym znacznie wartościom ogólnego manganu w glebie z natury rzeczy muszą odpowiadać niższe wartości manganu w formie przyswajalnej przy pH const.

Z przedstawionych w niniejszej pracy danych analitycznych wynika, że istnieje zależność między nagromadzeniem miedzi w roślinach a zawartością tego mikroelementu w glebie (tab. 9). Rośliny rosnące na glebie o wyższej zawartości miedzi w formie przyswajalnej w lesie bukowym w Muszkowicach (siedlisko doliny strumienia) wykazały większy stopień

nagromadzenia w swych tkankach tego pierwiastka. W tym wypadku wyniki nasze są zgodne z wynikami J. Wehrmanna. Tak jak i J. Wehrmann mieliśmy do czynienia z analizami chemicznymi wielu gatunków roślin, które pod względem zawartości miedzi, jako składnika popielnego, zachowują bardzo wyraźnie indywidualne i gatunkowe różnice. Według naszych wyników analitycznych istnieje jednakże związek między zawartością miedzi w roślinie a zawartością jej formy przyswajalnej w glebie. Przemawia za tym fakt, że kwasowość gleby warunkuje ilość dostępnej roślinom miedzi w podłożu (wykres III). Szczególnie wyraźne są różnice w zawartości miedzi u niektórych roślin zielnych z lasu bukowego w Muszkowicach występujących na miejscach o różnym pH gleby w obu siedliskach (tab. 12). A zatem można przypuszczać, że odczyn gleby i w wypadku gromadzenia miedzi w roślinie jest ważnym czynnikiem siedliskowym warunkującym ilościową zawartość w roślinie tego pierwiastka.

Tabela 12

Różnice w zawartości Cu u niektórych roślin zielnych w zależności od pH podłoża w mg/100 g s.m.

pH	*Aegopodium podagraria*	*Asarum europaeum*	*Corydalis cava*	*Mercurialis perennis*
5,0	1,6	1,3	—	—
5,2	—	—	1,4	—
5,5	2,3	1,8	1,6	1,9
6,2	—	2,2	—	2,2
6,5	3,3	—	2,3	2,6

K. Scharrer i N. Taubl (1954) podają, że w miarę wzrostu koncentracji kobaltu w glebie wzrasta zawartość kobaltu w roślinie, lecz stopień nagromadzenia tego pierwiastka może być różny. Na podstawie naszych wyników analitycznych nie możemy potwierdzić wniosków tych autorów. W warunkach ekologicznych lasu bukowego w Muszkowicach w odniesieniu do kobaltu mamy wręcz odmienne stosunki. W siedlisku doliny strumienia, mimo wyższej zawartości dostępnego roślinom kobaltu w glebie, zbadane rośliny posiadały niższą zawartość w swych tkankach tego mikroelementu, w porównaniu z roślinami tych samym gatunków rosnącymi w siedlisku zbocza grzędy, gdzie ilość przyswajalnego kobaltu w glebie jest niższa. Należy więc przypuszczać, że inne czynniki glebowe mają tu znacznie większe znaczenie dla nagromadzenia kobaltu w roślinie aniżeli jego zawartość w glebie. W tym miejscu jednak trzeba zaznaczyć, że z porównania stopnia nagromadzenia manganu i miedzi w badanych roślinach ze stopniem nagromadzenia w nich kobaltu wynika, że kobalt

w glebie lasu bukowego w Muszkowicach jest tylko w bardzo małej ilości dostępny roślinom.

Z badań fizjologicznych i glebowych Mitchella i Ekmana wynika, że największy wpływ na zawartość kobaltu w roślinach ma odczyn gleby. Nasze wyniki są zgodne z wynikami tych autorów, a zatem i w wypadku roślin zbiorowiska lasu bukowego można mówić o istnieniu zależności pomiędzy zawartością kobaltu w roślinach a kwasowością podłoża. Rośliny z gleby o odczynie kwaśnym (siedlisko zbocza grzędy) posiadają większą zawartość kobaltu w swych tkankach aniżeli rośliny z gleby o odczynie słabo kwaśnym lub neutralnym, mimo że ilość w tej glebie dostępnego kobaltu jest niższa od zawartości tego mikroelementu w glebie z bardzo słabo zakwaszonego siedliska doliny strumienia. Ta istotna różnica jest uwarunkowana zdecydowanie kwaśnym odczynem gleby w siedlisku zbocza grzędy, ponieważ wiadomo (Ekman), że ilość pobranego przez rośliny kobaltu, przy zakwaszeniu gleby pH 4,1 do pH 4,9, jest prawie dziesięciokrotnie większe niż przy pH 7. Rośliny rosnące na glebach w lesie bukowym w Muszkowicach zachowują mniej więcej taki właśnie stosunek (tab. 13).

Tabela 13

Różnice w zawartości Co u niektórych roślin zielnych w zależności od pH podłoża w mg/100 g s.m.

pH	*Aegopodium podagraria*	*Asarum europaeum*	*Corydalis cava*	*Mercurialis perennis*
5,0	—	0,030	0,024	0,032
5,2	0,026	—	0,023	—
5,5	0,018	0,024	—	0,021
6,2	—	0,023	0,012	0,018
6,5	0,014	—	0,010	0,015

Na ilościową zawartość mikroelementów w roślinach wywierają również wpływ mineralne składniki gleby szeregu makroelementów. W naszej pracy z makroelementów gleby zbadaliśmy zawartość w glebie przyswajalnego wapnia, magnezu i potasu.

Z wyników naszych analiz chemicznych wyraźnie widoczna jest zależność zawartości manganu w roślinach od zawartości przyswajalnego wapnia w glebie. Rośliny zbadane w miejscach, w których w glebie zanotowano niższe wartości czynnego wapnia, posiadały wyższą zawartość manganu, co wydaje się proste z uwagi na fakt wpływu zawartości wapnia w glebie na ilość przyswajalnego w niej manganu.

Liście zbadanych drzew w siedlisku doliny strumienia, gdzie w glebie występuje dość znaczna ilość węglanu wapnia, posiadały dwukrotnie

niższą zawartość manganu w porównaniu z liśćmi z siedliska zbocza grzędy, gdzie w glebie węglanu wapnia nie stwierdziliśmy. Natomiast w siedlisku zbocza grzędy gleba posiada znacznie wyższą zawartość przyswajalnego potasu. Stwierdzone przez nas zależności w naturalnym siedlisku lasu bukowego potwierdzają słuszność wyników doświadczeń fizjologicznych E. W. Bolle-Jonesa (1955) i M. P. Löhnis (1951). Według E. W. Bolle-Jonesa zwiększona zawartość wapnia w glebie obniża zawartość manganu w roślinach, a zwiększenie potasu w glebie zwiększa zawartość manganu w roślinach. Według M. Löhnis zwiększenie ilości magnezu obniża zawartość przyswajalnego manganu w glebie. Jak wykazaliśmy w naszych badaniach, między zawartością manganu w roślinach a ilością przyswajalnego manganu w glebie istnieje proporcja prosta, z drugiej zaś strony zawartość przyswajalnego magnezu w glebie wpływa pośrednio na zawartość manganu w popiele roślin. Gleba siedliska zbocza grzędy ma nieco niższą zawartość magnezu od gleby siedliska doliny strumienia. Wprawdzie rośliny siedliska zbocza grzędy mają wyższą zawartość manganu w swych tkankach, ale różnica w zawartości przyswajalnego magnezu między glebą jednego siedliska a drugiego nie jest duża, dlatego uważamy, że ten czynnik ma mniejszy wpływ na stopień nagromadzenia manganu w roślinach.

Przy rozpatrywaniu wpływu przyswajalnych form wapnia, magnezu i potasu na zawartość miedzi w roślinach nie widzimy tak wyraźnej zależności, jak w wypadku manganu. Można jednak przyjąć, że kompleks czynników glebowych, a szczególnie wysoka zawartość wapnia w glebie doliny strumienia, warunkują wyższą zawartość miedzi w roślinach. Świadczy o tym również fakt występowania wyższych wartości miedzi obok wyższej wartości wapnia w tkankach roślin z doliny strumienia, w porównaniu z roślinami siedliska zbocza grzędy. J. Erkama (1950) na podstawie doświadczeń fizjologicznych przypuszcza, że istnieje antagonizm między miedzią a manganem. Wyniki naszych analiz przeprowadzonych w naturalnym siedlisku roślin potwierdzają przypuszczenia tego autora. W lesie bukowym w Muszkowicach zarówno w glebach, jak i roślinach zawierających mniejsze ilości manganu występuje zawsze więcej miedzi i odwrotnie. K. Scharrer i N. Taubl (1954) wypowiedzieli pogląd, że wapń i potas w glebie działają hamująco na pobieranie kobaltu przez rośliny, a mangan stymuluje ten proces. Fakt ten dostatecznie jasno tłumaczy istniejące w lesie bukowym w Muszkowicach zjawisko pobierania przez rośliny zielne i przez drzewa mniejszej ilości kobaltu z podłoża o wyższej zawartości dostępnego kobaltu w dolinie strumienia. Wapń w tym wypadku wydaje się czynnikiem decydującym, ponieważ wpływa na obniżenie kwasoty gleby. Odwrotne stosunki panują w siedlisku

zbocza grzędy, gdzie rośliny, mimo niższej zawartości dostępnego roślinom kobaltu w glebie, wykazują większe nagromadzenie tego mikroelementu w liściach. A więc niższa zawartość wapnia w glebie i większa ilość dostępnego w niej manganu sprzyjają pobieraniu kobaltu przez rośliny.

3. Zmiany zawartości manganu, miedzi i kobaltu w roślinach w okresie wegetacyjnym

Zbadane przez nas rośliny lasu bukowego w Muszkowicach wykazują duże zmiany w zawartości manganu w okresie wegetacyjnym. Stwierdzono wzrost zawartości manganu w roślinach wraz z ich rozwojem. Nasze wyniki są zgodne z wynikami Snidera oraz Smitha i jego współpracowników. Na podstawie naszych wyników możemy przyjąć z dużym prawdopodobieństwem, że wzrost zawartości manganu w tkankach roślin wraz z przebiegiem ich rozwoju w ciągu okresu wegetacyjnego jest cechą raczej wszystkich roślin, a nie tylko drzew wiecznie zielonych, jak uważa Smith. Dotychczas zmian w zawartości manganu u roślin zielnych w ciągu okresu wegetacyjnego nie badano, jakkolwiek na różnice w zawartości tego mikroelementu u zbóż między stadium kłoszenia a stadium kwitnienia zwrócił uwagę J. Wehrmann (1955). Zbadane przez nas rośliny zielne w naturalnych warunkach rozwoju wykazały wzrost zawartości manganu po przebyciu okresu kwitnienia. Jak podaliśmy poprzednio A. P. Szczerbakow i M. S. Turkowa (1956) są przeciwnego zdania. Według tych autorów większe ilości manganu w liściach roślin jesienią pochodzą z nagromadzenia manganu w młodych organach liściowych, a nie w starych. W starych szpilkach siewek na przykład ilość manganu według nich maleje w rezultacie jego odpływu do młodych igieł. Nasze wyniki nie są zgodne z wynikami wyżej wymienionych autorów. Autorzy ci przeprowadzili badania tylko na młodych siewkach drzew szpilkowych i być może, że ich pogląd, ograniczony tylko do młodych siewek, jest słuszny. W swych badaniach przeprowadziliśmy oddzielnie analizę zawartości manganu w szpilkach młodych i oddzielnie w szpilkach starych, a więc z poprzedniego roku. Szpilki stare we wszystkich analizach wykazały wyższą zawartość manganu w porównaniu z zawartością tego pierwiastka w szpilkach młodych zebranych z tych samych okazów roślin. A zatem nie stwierdziliśmy od sierpnia odpływu manganu ze starych szpilek. Za słusznością tego poglądu przemawia również fakt wzrostu przyswajalnego manganu w glebie od maja aż do końca września. W swych badaniach wykazaliśmy również istnienie zależności między zawartością przyswajalnego manganu w glebie a zawartością tego mikroelementu w ro-

ślinach (wykres X). Wyższym wartościom dostępnego roślinom manganu w glebie odpowiada wyższa zawartość manganu w tkankach roślin.

Stwierdziliśmy również zmiany zawartości miedzi w tkankach roślin w ciągu okresu wegetacyjnego. U wszystkich roślin zanotowaliśmy spadek zawartości miedzi w roślinach w okresie pełnego rozwoju roślin, a więc w miesiącu czerwcu i lipcu. W literaturze bliższych danych o zmianach zawartości miedzi w roślinach w ciągu okresu wegetacyjnego nie ma, poza wzmianką B. Rademachera (1936), że rośliny intensywniej pobierają miedź w początkowych stadiach swego rozwoju (owies). Na uwagę zasługuje też ogólnikowe zdanie A. Maksimowa (1954), że rośliny gromadzą miedź do czasu zawiązywania się pączka kwiatowego. Istotnie stwierdziliśmy u roślin zielnych wyższą zawartość miedzi przed kwitnieniem. Po przekwitnieniu rośliny te wykazały już zmniejszoną zawartości miedzi i w porównaniu z zawartością z okresu przed kwitnieniem. Jednakże w późniejszych stadiach rozwoju, w okresie wegetacyjnym, stwierdziliśmy ponowny wzrost zawartości miedzi w liściach drzew (dąb, buk, sosna, świerk), o czym nie mówią wyżej wymienieni autorzy. Należy więc przypuszczać, że roślina gromadzi przez cały okres swego rozwoju miedź (u drzew szczególnie w liściach), a tylko w czasie kwitnienia i zawiązywania owoców część miedzi z liści przemieszcza do rozwijających się kwiatów. Przyjmujemy więc istnienie zjawiska okolicznościowego odpływu miedzi z liści w czasie kwitnienia i zawiązywania owoców. Za słusznością naszych przypuszczeń przemawia również dokładniej zbadany przez M. Rottową (1947) udział ilościowy miedzi w rozwijających się tkankach.

Stwierdziliśmy również zmiany w zawartości kobaltu w roślinach w ciągu ich okresu wegetacyjnego. Wszystkie rośliny zielne wykazały wyższą zawartość kobaltu w swoich tkankach już bezpośrednio po przekwitnieniu. W tym wypadku otrzymane wyniki są zgodne z badaniami N. Karlssona i O. Svanberga (1952), którzy badali zmiany w zawartości tego pierwiastka u koniczyny w okresie wegetacji. W liściach drzew zaobserwowaliśmy stopniowy ubytek kobaltu od sierpnia do października, czego dotychczas nie podawano w literaturze. Można więc przypuszczać, że kobalt prawdopodobnie w tym czasie odpływa do innych organów roślinnych przed zrzuceniem liści na zimę.

W świetle omówionych w tym rozdziale wyników należy, naszym zdaniem, więcej uwagi poświęcić badaniom nad zmianami zawartości mikroelementów w roślinach i glebie w ciągu całego okresu wegetacyjnego, a w glebie nawet po okresie wegetacyjnym, co postuluje S. Macko (1956) jako jeden z warunków racjonalnych badań w dziedzinie chemicznej ekologii roślin.

WNIOSKI

1. Ilość manganu, miedzi i kobaltu w formie przyswajalnej dla roślin w naturalnej glebie leśnej jest uwarunkowana przebiegiem procesów glebowych, które charakteryzują właściwości fizykochemiczne podłoża, zmieniające się w obrębie różnych poziomów profilu glebowego. Zależność między zawartością w glebie manganu, miedzi i kobaltu w formie przyswajalnej a właściwościami fizykochemicznymi podłoża jest przyczyną warunkującą różnice w zawartości tych mikroelementów w roślinach w naturalnym zbiorowisku roślinnym, jakim jest las bukowy w Muszkowicach na Dolnym Śląsku.

2. Różnice w zawartości przyswajalnego manganu, miedzi i kobaltu w glebie siedliska zbocza grzędy i w glebie siedliska doliny strumienia w lesie bukowym w Muszkowicach są duże i uwarunkowane różnicą takich czynników ekologicznych glebowych, jak wilgotność gleby, stopień mineralizacji substancji organicznej, kwasowość podłoża oraz ilość wapnia, magnezu i potasu.

3. Ilość przyswajalnego manganu w glebach leśnych rezerwatu w Muszkowicach ulega ciągłym zmianom w okresie wegetacyjnym, a aktualny stan ilościowy tego mikroelementu jest wynikiem kompleksowo działających właściwości fizykochemicznych podłoża. Nie można zatem mówić o jakimś jednym czynniku decydującym o ilości dostępnego roślinom manganu w glebie. W przeprowadzaniu badań nad zawartością przyswajalnego manganu w glebie nie należy więc ograniczać się do analizy jednego lub dwóch czynników glebowych, szczególnie tylko do pH, co dotychczas jest ogólnie praktykowane, ponieważ aktualny stan zawartości dostępnego roślinom manganu w glebie jest wynikiem kompleksowego działania wielu czynników glebowych, a w szczególności: kwasowości podłoża, wilgotności, stopnia mineralizacji, ilości takich mikroelementów, jak Cu i Fe. W wyniku kompleksowego działania podanych wyżej czynników ekologicznych ilość przyswajalnego manganu w glebie siedliska zbocza grzędy jest bardzo wysoka i można ją zaliczyć do gleb bardzo bogatych w mangan. Inny wzajemny układ czynników ekologicznych gleby w siedlisku doliny strumienia decyduje o stosunkowo niskiej w niej zawartości przyswajalnego manganu, jakkolwiek ogólna zawartość w niej manganu jest charakterystyczna dla większości gleb leśnych.

4. Na zawartość przyswajalnej miedzi w glebie spośród zbadanych czynników ekologicznych bezpośredni wpływ ma kwasowość gleby, zawartość w niej czynnego wapnia oraz stopień mineralizacji substancji organicznej. Ilość przyswajalnej miedzi w glebie jest tym większa, im dalej jest posunięty proces minaralizacji ściółki leśnej, im niższa jest kwasowość gleby i im wyższa jest zawartość w niej czynnego wapnia. Te

właśnie czynniki warunkują wyższą zawartość dostępnej roślinom miedzi w siedlisku doliny strumienia w porównaniu z jej mniejszą zawartością w glebie siedliska zbocza grzędy, która zawiera dość znaczną ilość słabo rozłożonej substancji organicznej, odznacza się brakiem węglanu wapnia i zdecydowanie kwaśnym odczynem.

5. Na zawartość przyswajalnego kobaltu w glebie spośród zbadanych czynników ekologicznych bezpośredni wpływ ma kwasowość gleby, zawartość w niej wapnia, ilość frakcji gliniastej i stopień wilgotności. Ilość przyswajalnego kobaltu w glebie jest tym wyższa, im niższa jest jej kwasowość i im wyższa jest zawartość w niej wapnia. Wapń ma tu bezpośredni wpływ na stan zawartości dostępnego roślinom kobaltu w glebie, ale nie tylko w odniesieniu do jego roli neutralizującej kwasowość gleby. Im wyższa jest zawartość frakcji gliniastej w glebie, tym gleba jest bogatsza w kobalt w formie przyswajalnej. Ten czynnik jest skorelowany w swym działaniu z wilgotnością podłoża, bo jak wiemy, stopień wilgotności gleby pozostaje w prostym związku z jej frakcją gliniastą. Większej wilgotności gleby odpowiadają wyższe wartości dostępnego roślinom kobaltu. Niższą zawartość dostępnego roślinom kobaltu posiada gleba siedliska zbocza grzędy w porównaniu z zawartością tego mikroelementu w glebie siedliska doliny strumienia, gdzie ilość frakcji gliniastej i wilgotność są znacznie wyższe, a odczyn gleby słabo kwaśny i obojętny, zaś zawartość wapnia duża.

6. Między zawartością manganu w roślinie a ilością przyswajalnego manganu w podłożu istnieje ścisły związek. Im więcej przyswajalnego manganu w glebie, tym roślina więcej pobiera tego mikroelementu. A zatem czynniki glebowe warunkujące powstawanie odpowiedniej ilości przyswajalnego manganu w glebie mają pośredni wpływ na zawartość tego pierwiastka w roślinach. Te same gatunki roślin, rosnące w różnych środowiskach o różnej zawartości przyswajalnego manganu w glebie, pobierają różne jego ilości.

7. Zmiany w zawartości manganu w liściach drzew i w roślinach zielnych w okresie wegetacyjnym są związane ze zmianami zawartości przyswajalnego dla roślin manganu w podłożu. Zawartość manganu w roślinach wzrasta wraz z ich rozwojem w ciągu całego okresu wegetacji. Starsze liście zawierają więcej manganu od liści młodszych. Liście drzew mają znacznie wyższą zawartość manganu od roślin zielnych.

8. W tkankach roślin zielnych stwierdzono większą ilość miedzi aniżeli w liściach drzew. Między ilością miedzi w tkankach roślinnych a zawartością dostępnej roślinom miedzi w glebie istnieje zależność. Rośliny rosnące na glebach zawierających większe ilości miedzi przyswajalnej posiadają więcej miedzi w swych tkankach. Niższa kwasowość i wyższa

zawartość wapnia w glebie ułatwiają roślinom pobieranie z gleby i gromadzenie miedzi w tkankach.

9. W ciągu okresu wegetacyjnego rośliny zielne i drzewa gromadzą w swych tkankach miedź. Stwierdziliśmy odpływ miedzi z liści u dębu i u buka w miesiącu lipcu i ponowny wzrost jej zawartości w następnych miesiącach okresu wegetacyjnego aż do września. Jest to wywołane większym zapotrzebowaniem miedzi w zawiązujących się pączkach liściowych u tych drzew w miesiącu lipcu.

10. Między zawartością w glebie przyswajalnego kobaltu a jego zawartością w tkankach roślinnych istnieje taka zależność, że czynny wapń w glebie utrudnia pobieranie kobaltu przez rośliny, a czynny mangan w glebie oraz jej wyższa kwasowość ułatwiają roślinom gomadzenie kobaltu w tkankach.

11. Zbadane rośliny zielne i drzewa wykazują wzrost zawartości kobaltu w swych tkankach i liściach od wiosny do połowy września; w drugiej połowie tego miesiąca rośliny wykazują już ubytek tego mikroelementu w swoich tkankach, a ubytek ten jest jeszcze większy w październiku. To zjawisko — jeżeli chodzi o drzewa i byliny — tłumaczymy odpływem kobaltu z liści przed ich zrzuceniem na zimę do innych części rośliny.

Katedra Ekologii i Geografii Roślin
Uniwersytetu we Wrocławiu.
(Wpłynęło dn. 6.9.1959 r.).

SUMMARY

The investigations here reported form part of extensive researches on the biocoenosis of the beech forest (nature reserve) at Muszkowice, Lower Silesia, started by Professor S. Macko as early as 1948. The detailed investigations which have been carried on in this region for several years are aimed at assembling a full knowledge of the bio-ecology of the beech forest community.

The object of this work has been to investigate the relation between the manganese, copper and cobalt content in plants and the content of these elements in the soil, as well as the influence on this relationship of ecological soil factors. For this purpose the content of manganese, copper, cobalt, and of some other elements (Ca, Mg, K) in herbaceous plants and in trees was analysed and was compared with a detailed analysis of habitat conditions. This constitutes a new approach to studies on trace elements in soil and in vegetation, i.e. to studies on the chemical ecology of plants. Conformably with the principles of the chemical ecology of plants the report shows the dynamics of the changes in the Mn, Cu, and Co contents in plants during their vegetative development.

Investigations on the content of trace elements and on changes of this

content in plants during the vegetative cycle were carried out for two distinctly different ecological habitats of the natural beech forest communities at Muszkowice: (I) a habitat on a hill slope, and (II) a habitat in the valley of a stream. The choice of these two habitats for comparative studies on the Mn, Cu, and Co content in plants and soil was dictated by the well cut differences in the physico-chemical properties of their soil demonstrated by detailed analyses of the conditions in the two localities carried out in the course of this work. The differences between the contents of trace elements and other elements covered by this investigation in the soils of the two beech forest habitats are shown in Table 1.

On habitat I the Mn, Cu, and Co content was determined for four tree species (*Pinus silvestris, Picea excelsa, Fagus silvatica,* and *Quercus sessilis*) and eleven herbaceous species of the beech forest herb layer (*Aegopodium podagraria, Actaea spicata, Arum maculatum, Asarum europaeum, Asperula odorata, Convalaria maialis, Corydalis cava, Majanthemum bifolium, Mercurialis perennis, Polygonatum multiflorum* and *Ranunculus lanuginosus*). The results are assembled in Table 2.

On habitat II in the stream valley the content of the three trace elements was determined for three tree species (*Picea excelsa, Fagus silvatica,* and *Quercus sessilis*) and eleven herbaceous species (*Aegopodium podagraria, Actaea spicata, Arum maculatum, Asarum europaeum, Asperula odorata, Convalaria maialis, Corydalis cava, Leucoium vernum, Majanthemum bifolium, Mercurialis perennis,* and *Polygonatum multiflorum*). The results are asssembled in Table 3.

The plants for chemical analyses were gathered six times in the course of the vegetative season. The analyses were repeated in two consecutive vegetative seasons. In Mn, Cu, and Co determinations in herbaceous species special stress was laid on two stages of vegetation, the stages preceding and following the flowering of the plants. The Mn, Cu, and Co content for herbaceous species was determined in leaves, shoots, and roots, whereas for trees in leaves only. Simultaneously to the gathering of plants for chemical analyses soil samples were taken; besides Mn, Cu, and Co these samples were examined also for their physico-chemical properties, the pH, humidity, and the content of humus, calcium, potassium and magnesium.

The results of chemical test were analysed statistically according to the method of combined experiments, the confidence coefficient being 0.05. The differences between the particular combinations are proved (Tables, p. 124—130). The examined confidence interval does not always manifest a significant differentiation for the particular months and localities because the average values corresponding to the particular combinations differ only slightly and recur for various months in various localities. The significance of the differentiation is accepted on the ground of variation analyses and the "F" Snedecor test. The Snedecor test shows that the differentiation for the combinations, months, and localities, as well as for the cooperation of months and localities is significant.

The results obtained in the course of the investigation were discussed and compared with the reports of other workers in this field. The conclusions reached can be summarized as follows:

1. The content of assimilable manganese, copper, and cobalt in the natural forest soil depends on the course of the soil processes that characterize the physico-chemical properties of the substratum. These properties differ within the particular levels of the soil profile. The relation between the manganese, copper, and cobalt content in soil and the physico-chemical properties of the substratum is the factor determining the content of these trace elements in the plants growing in natural communities of the beech forest at Muszkowice.

2. The differences in the content of assimilable manganese, copper, and cobalt in the soils of the hill slope and the stream valley habitats are high. They are caused by differences of such ecological and soil factors as soil humidity, the mineralization degree of organic substances, the acidity of the substratum, and the amount of calcium, manganese, and potassium.

3. The amount of assimilable mangenese in the forest soils of the nature reserve at Muszkowice undergoes constant changes in the course of the vegetative season. The actual content of this trace element at any time is determined by a whole complex of physico-chemical properties of the substratum. This means that there is no one factor determining the amount of manganese accessible for plants in soil. Thus, investigations on the amount of assimilable manganese in soil should not be restricted to one or two factors, as for instance the pH, which is the usual procedure in such investigations. Of the many factors influencing the content of assimilable manganese the most important are the acidity of the substratum, humidity, the degree of mineralization, and the content of such trace elements as Cu and Fe.

The concurrence of the ecological factors mentioned above leads to a very high content of assimilable mangenese in the soil of the hill slope locality, so much so that it can be regarded as a soil rich in manganese. On the other hand, a different mutual relation of ecological factors in the stream valley locality determines the relatively low content of assimilable mangenese in that soil, although, the overall manganese content there is characteristic for the majority of forest soils.

4. The assimilable copper content is influenced by the following of the ecological factors covered by this investigation: the acidity of soil, the active calcium content, and the degree of mineralization of organic substances. The amount of assimilable copper in the soil is directly proportionate to the mineralization degree of forest litter and the active calcium content, but inversely proportionate to the acidity of soil. These factors determine the higher content of copper accessible to plants in the stream valley locality as compared to the lower copper content in the soil of the hill slope locality. The latter locality is characterized by a rather high proportion of only partly decomposed organic matter, the lack of calcium carbonate, and a marked acidity.

5. The content of assimilable cobalt in the soil depends on the following of the investigated ecological factors: soil acidity, calcium content, the proportion of the clayey fraction, and humidity. The content of assimilable cobalt is inversely proportionate to the acidity of soil and directly proportionate to the calcium content. The direct influence of calcium on the

content of assimilable cobalt does not consist only in the part it plays in the neutralization of soil acidity. The higher is the proportion of the clayey fraction in soil the higher becomes the content of assimilable cobalt. This last factor is correlated in its effectiveness with the humidity of the substratum, since, as is well known, the humidity of soil is associated with the clayey fraction of soil. The greater humidity of soil corresponds to a higher content of assimilable cobalt. The soil of the hill slope has a lower content of cobalt accessible to plants than the soil of the stream valley. In the latter locality the proportion of the clayey fraction and the humidity are much higher, whereas the reaction of soil is either slightly acidic or neutral and the calcium content is high.

6. There is a strict relation between the content of manganese in the plants and the amount of assimilable manganese in the substratum. The higher the level of assimilable manganese in the soil the greater is the amount of this trace element assimilated by the plants. This means that the soil factors determining the formation of suitable amounts of assimilable manganese have an indirect influence on the content of this element in the plants. When the same plant species grow in various habitats with different contents of assimilable manganese in the soil they assimilate the element in different amounts.

7. The changes of the manganese content in the leaves of trees and in herbaceous plants in the course of vegetation are associated with the changes of the amount of manganese accessible to plants in the substratum. The manganese content in plants increases together with their development throughout the vegetative season. Older leaves have more manganese than young ones. The manganese content in the leaves of trees is much higher than in herbaceous plants.

8. The amount of copper in the tissue of herbaceous plants is higher than in the leaves of trees. There is a relationship between the amount of copper in the tissue of plants and the content of copper accessible to plants in soil. Plants growing on soils with a higher level of assimilable copper have more copper in their tissue. A lower acidity and a higher calcium content in soil facilitate the assimilation and the accumulation of copper in plant tissue.

9. In the course of the vegetative season herbaceous plants and trees accumulate copper in their tissues. However, in the case of *Quercus sessilis* and *Fagus silvatica* a decrease of copper was noted in July, but its amount increased again during the next months of vegetation until September. This drop of copper in July is associated with the higher demand for this element in connection with the formation of leaf buds by these trees.

10. The relation between the amount of assimilable cobalt in soil and its content in plant tissue is regulated by the following factors: active calcium in soil counteracts the assimilation of cobalt by plants, whereas active manganese in soil and the higher soil acidity facilitate the accumulation of cobalt in tissues.

11. In the herbaceous plants and trees covered by this investigation the amount of cobalt in the tissues and leaves increased from the spring until the middle of September. From the second half of September the

content of cobalt decreased and the decrease was even greater in October. In the case of trees and perennials this effect seems to be caused by the transport away of cobalt from the leaves to other plant organs before the shedding of leaves for the winter.

Department of the Ecology and Geography of Plants, Wrocław, University

LITERATURA

Adamczewski. St., 1956. Potrzeba, możliwości i perspektywy badań biologicznych w naszych Parkach Narodowych i Rezerwatach, Kosmos, ser. A Biol., R. V. z. 5 (22).

Antipow-Karatajew, J., 1947, Poczwowiedienije 11.

Bolle-Jones E. W., 1955, The effect of varied nutrient levels on the concentration and destribution of manganese within the potato plant, Pland and Soil 1 (6): 45—60.

Ekman P., Karsston N., Svanberg O., 1952, Acta Agr. Scandinavica 2: 115—127.

Erkama J., 1950. On the effect of copper and manganese on the iron status of higher plants. Trace elements in plant physiology, s. 144, Waltham, Mass., U.S.A.

Kabata. A., 1955, Zagadnienie sorpcji miedzi i kobaltu w glebie, Postępy Nauk Roln.. 2: 53—60.

Kamosuta, Okada. 1955, Soil and Mauure-Japan 26, nr 1 Referatiwnyj Żurnał-biologija 1956, N. 23, str. 152.

Karlsson N., Svanberg O., 1952, Acta Agr. Scandinavica 2: 103—118.

Kosegarten E., 1956. Der Manganhaushalt schleswigholsteinischer Boden in Abhängigkeit von der Witterung. Pflanzenernähr. Dung. Bodenkunde 73 (1): 25—39.

Kowda W. A., 1956, Mineralnyj sostaw rastienij i poczwoobrazowanije, Poczwowiedienije 1: 6—38.

Kruglowa E. K., 1956, O mikroelementach w poczwach chlopkowych polej w sredniej Azji, Poczwowiedienije 1: 39—49.

Krzemieniewska H. i Badura L., 1954a, Acta Soc. Bot. Pol. 23 (4): 727—776.

Krzemieniewska H. i Badura L., 1954b, Acta Soc. Bot. Pol. Vol. 23 (3): 545—587.

Lohnis M. P., 1951. Influence of magnesium on the uptake of manganese. Plant and Soil. 3: 193—222.

Lundegardh H., 1937, Biochem. Ztschr. T. 207, s. 107.

Macko S., 1954. Las bukowy w Muszkowicach i jego warunki ekologiczne. Acta Soc. Bot. Pol. Vol. 23 (3): 519—543.

Macko S., 1956. W sprawie badań mikroelementów, Kosmos A. R. V. Biol. z. 1 (18).

Maksimow A. i Okruszko H., 1950, Roczn. Glebozn. T. 66 s. 71.

Maksimow A., 1954. Mikroelementy i ich znaczenie w życiu organizmów. s. 420, W-wa, P. W. R. i L.

Maksimow A. 1949. Mikroelementy i mikronawozy. s. 286, W-wa, PIWR.

Maluga D. P., 1946. Trudy Biogeochim. Łabor. 8: 75—82. A. N. ZSSR.

Maluga D. P., 1949, K geochimii razsiejania Ni i Co w biosferie. Dokłady A. N. ZSSR 67, s. 1057.

Maluga D. P., 1952, Razprostranienije kobalta w ziemnoj korie. Mikroelementy w żyźni rastienij i żywotnych, s. 614, Moskwa, A. N. ZSRR.

Maluga D. P. i Makarowa A. J., 1954, Dokłady A. N. ZSSR 48 (5).

Musierowicz A., 1956, Gleboznawstwo ogólne, s. 500, W-wa PWRiL.

Myczkowski S., 1956, O Polskich Parkach Narodowych i Rezerwatach Przyrody. Kosmos A R. V. Biol. z. 4 (21) s. 395—402.

Piejwe J. W., 1952, Kobalt w poczwach Łatfinskoj SSR i znaczenije jego w sielskom choziajstwie. Mikroelementy w żyźni rastienij i żywotnych, s. 614, Moskwa, A. N. ZSSR.

Piejwe J. W. i Ajzupletie J., 1949, Izwiestia A. N. Łotw. SSR. Ryga 5 (22): 20.

Pietersburskij A., 1947, Praktikum po agrochimii, Moskwa.

Piszczek J., 1951, Wpływ nawożenia i płodozmianu na zawartość manganu w glebie, Annales UMSC, Sectio E. 6 (1): 1—33.

Rademacher B., 1936, Reichs. Landw. u Forstwirsch. 21: 535—593.

Reifer J., 1952, Roczn. Nauk Rol. 62: 99—108.

Rottova M., 1947, The Movement of Iron, Manganese and Copper in the Germination of Aesculus hippocastanum, Acta Facult. Natur. Universit. Carolinae 179.

Russel E., 1931, Poczwiennyje usłowia rosta rastienii, Moskwa s. 128 (przekład).

Sarosiek J., 1955, Nowy kierunek badań ekologicznych — chemiczna ekologia, Kosmos, Ser. A, R. IV. z. 2 (13): 265—273.

Scharrer K., Taubel N., 1954, Über den Einfluss der Dangung auf den Kobalt gehalt verschiedener Futerpflanzen, Z. Pflanzenernähr. Dung. Bodenkunde 67 (3): 248—261.

Siedleckij J., 1947, Priroda 5: 19—23.

Stabrowska J., 1956, Acta Soc. Bot. Pol. 25 (2): 305—323.

Struszyński M., 1954, Analiza ilościowa i techniczna. T. II. W-wa, PWT.

Szczerbaków A. P., i Turkowa H. S., 1956, O raspredielenii i migracii marganca w chwoje siejancew sosny, jeli i listwiennicy, Dokłady A. N. ZSRR 107 (4): 609—611.

Szkolnik M. P., 1950, Znaczenije mikroelementów w żyźni rastienij i żywotnych w ziemledielii, Izd. A. N. ZSRR, Moskwa-Leningrad.

Wehrmann J., 1955. Mangan, Kupfer und Kobalt in Pflanzen und Boden Schleswig-Holsteinischer Weidegebiete, Plant and Soil 6 (1): 61—83.

Winogradow A. P., 1952, Osnownyje zakonomiernosti w raspredielenii mikroelemientow mieżdu rastienijami a sriedoj. Sb. Mikroelementy w żyźni rastienij i żywotnych: 7—37, Izd. A. N. ZSSR.

Własiuk P. A., Ledienskaja L. D., 1950, Sodierżanije podwiżnych form mikroelementa marganca w poczwiennych raznowidnostiach Ukrainskoj SSR, Poczwowiedienije, 6: 321—328.

Wolniewicz-Czerwińska K., 1956, Acta Soc. Bot. Pol. 25 (1): 111—158.

Zonn S. W., 1956, Wzaimodiejstwija i wzaimowlijanija lesnoj rastitielnosti z poczwami, Poczwowiedienije 7: 80—120.

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXIX — Nr 1
1960

Cytomiksja w skórce łusek cebuli i w skórce liści oraz w merystemie wierzchołkowym korzenia *Allium cepa* L.

Cytomixis in the epidermis of scales and leaves and in meristemes of root apex of Allium cepa L.

J. TARKOWSKA

WSTĘP

Zjawiska przemieszczania jąder komórkowych w obrębie komórki oraz przenikania jąder przez ściany do sąsiednich komórek obserwowane i badane były już od dawna. Przyczyną przemieszczeń jąder komórkowych mogą być bodźce różnego rodzaju, np. uszkodzenia mechaniczne, szoki temperatury, wirowanie.

Jak podaje Nestler (1898, str. 709), Tangl już w 1885 r. stwierdził, że jeżeli uszkodzić za pomocą noża płatek skórki z łusek cebuli, to w sąsiednich, nienaruszonych komórkach następują traumatotropowe przesunięcia jąder komórkowych w kierunku uszkodzenia (rany).

Kontynuacją pracy Tangla jest praca Nestlera (1898). Badał on różne rośliny spośród jedno- i dwuliściennych (łodygi, liście) na przekrojach poprzecznych i podłużnych. Nestler dokonywał zranienia tkanek nożem. igłą lub stężonym kwasem siarkowym. Podobnie jak Tangl obserwował on zawsze przesunięcia jąder i plazmy, rozpoczynające się od pierwszego rzędu komórek przy ranie i stopniowo postępujące dalej. Pierwsze przesunięcia jąder dostrzega się w kilka czy kilkanaście godzin po zranieniu (*Allium cepa* 12—15 godz., *Hemerocallis fulva* — 6 godz.). Po 48 godzinach, w większości przypadków, przesunięcie osiąga maksimum. Po 3 dniach jądra zaczynają wracać do normalnego położenia, a po 4—6 dniach nie ma żadnych oznak przesunięć. Tylko w nielicznych komórkach pierwszego rzędu jądra pozostają przy ścianie od strony rany; komórki te, jak wskazuje plazmoliza, nie są martwe. Tak więc opisane powyżej traumatotaktyczne ruchy jąder są zwykle odwracalne i nie powodują śmierci komórek, ani nie zachodzą w komórkach martwych.

Hanstein, jak podaje Nestler (str. 726), twierdził, że są to własne ruchy jąder, niezależne od prądów plazmy. Nie dają się one wytłumaczyć czynnikami mechanicznymi, lecz wydają się być związane z bliżej nieokreślonym bodźcem ruchu w żywym protoplaście.

Loos (1931) stwierdza, że takimi samymi przesunięciami reagują jądra na działanie soku wyciśniętego ze świeżej tkanki lub ekstraktu z autolizatów. Przesunięcia te wzrastają wraz z siłą bodźca ku ośrodkowi działania, ale tylko przy odpowiednio niskich koncentracjach związku pobudzającego. Koncentracje wysokie dają ujemną reakcję jąder.

Küster (1956, str. 214) sądzi, że traumatotaktyczne ruchy jąder należy rozpatrywać jako reakcję na działanie substancji chemicznych, powstających w wyniku zranienia i rozprzestrzeniających się do komórek dalej położonych. Siła bodźca będzie więc malała w miarę oddalania się od środka rany.

Reakcją komórek na zranienie może być nie tylko przemieszczanie jąder i plazmy w granicach własnej komórki, ale także przenikanie jąder poprzez otwory w ściankach komórkowych. To niezwykłe zjawisko opisał po raz pierwszy Miehe (1901), a potwierdzili je, między innymi, Němec (1910), Gavaudan (1936), Su-Süan (1955a, b).

Miehe (1901) ściągał skórkę i robił skrawki brzytwą z nasady młodych liści wielu roślin jednoliściennych (różne gatunki *Allium*, *Iris* i inne). Na materiale żywym obserwował przechodzące jądra zarówno w ściągniętej epidermie, jak i w warstwach subepidermalnych, ale na materiale utrwalonym podobne figury widoczne były tylko na brzegach cięcia dokonanego przed utrwaleniem. Nie każde jednak uszkodzenie mechaniczne powoduje przechodzenie jąder przez ściany komórkowe. Miehe podkreśla, że muszą być spełnione odpowiednie, bliżej nieokreślone warunki wewnątrz komórek, że żywy protoplast musi w sposób czynny uczestniczyć w zjawisku przemieszczania jąder. Proces przeciskania się jądra odbywa się błyskawicznie, a kierunek przemieszczania jest na ogół przeciwny kierunkowi ściągania skórki (str. 124). Na preparatach mikrotomowych Miehe nie stwierdza jednak takiej kierunkowości przesuwania jąder ku ranie; część jąder podąża nawet w kierunku przeciwnym (str. 119).

W ostatnich latach zagadnieniem przechodzenia jąder przez otwory w ścianach komórkowych zajmują się badacze chińscy z Su-Süan na czele (1955a, b). Badali oni skórkę z łusek i młodych liści różnych gatunków *Allium* — żywą i utrwaloną. Su-Süan uważa przenikanie jąder za zjawisko normalne, odbywające się w żywej tkance. Wędrować mogą jądra spoczynkowe, a także pojedyncze chromosomy lub ich zespoły, w różnych fazach mitozy. Dodatkowa substancja chromatynowa włączać

się ma aktywnie w procesy życiowe komórek, do których została przesunięta i to wg Su-Süan ma świadczyć przeciwko ciągłości i indywidualności chromosomów.

Milovidov (1949) zwraca uwagę na plastyczność substancji jądrowej i z tą plastycznością wiąże wszelkie deformacje jąder, a więc i przenikanie jąder przez otwory w ścianach komórkowych.

Podobne przemieszczanie jąder przez ściany komórkowe obserwowane było w komórkach macierzystych pyłku. Pierwszy zjawisko to opisał Körnicke w 1901 r. u *Crocus vernus* (podaję za Kattermannem (1933, str. 774)). Jako przyczynę zjawiska podaje autor zranienie pylników pincetą podczas preparowania materiału. Przejście chromatyny odbywa się błyskawicznie w momencie działania bodźca (ucisku).

Gates (1911) obserwował podobne zjawisko u *Oenothera* i nazwał je cytomiksją. Cytomiksję określa Gates jako proces przedostania się chromatyny z jądra jednej komórki macierzystej do cytoplazmy przyległej komórki macierzystej pyłku (str. 918). Określenie Gates jest ogólnie przyjęte i cytowane w literaturze, chociaż w r. 1934 Kihara i Lilienfeld pojęcie to zawęzili i terminem cytomiksja określili przejście kropel chromatyny pozbawionych struktury (cytuję za Levan'em (1941, str. 249)).

Tischler (1951, str. 530) cytuje około 40 publikacji, w których opisano zjawisko cytomiksji u bardzo licznych roślin jedno i dwuliściennych. Jest to zjawisko bardzo częste, a za jego główną przyczynę uważa się uszkodzenia mechaniczne towarzyszące preparowaniu i utrwalaniu materiału. Analizowali je dokładniej: Levitsky (1928), Kattermann (1932) i Gates (1911).

Levitsky (1928) przecinał lub ucinał szczytową część pylników i po zgnieceniu w acetokarminie stwierdzał przemieszczanie chromosomów lub całych jąder przez ściany komórkowe. Autor nie wspomina o degeneracji komórek, w których zaszły te przemieszczenia. Chromosomy wg Levitsky'ego mogą przechodzić zarówno w I, jak i w II podziale (inni badacze obserwowali cytomiksję tylko w profazie I podziału).

Jedną z podstawowych prac na ten temat, zasługującą na dokładniejsze omówienie, jest publikacja Kattermanna (1932), który badał komórki macierzyste pyłku mieszańca *Triticum vulgare* var. *ferrugineum* × *Secale cereale*. Autor podaje i opisuje liczne mikrofotografie i rysunki komórek macierzystych pyłku, w obrębie których nastąpiło przemieszczenie chromatyny. Jest cechą charakterystyczną, że komórka, która przyjmuje dodatkową chromatynę, może znajdować się we wszystkich fazach I podziału mejotycznego, zaś komórka, z której część jądra zostaje przesunięta („Restzelle") jest najczęściej w stadium leptotenu i zygotenu, cza-

sem w pachytenie, a w nielicznych tylko przypadkach — w stadium diakinezy. Początkowe więc stadia profazy są momentami krytycznymi, kiedy to zachodzi cytomiksja. Kattermann tłumaczy to odpowiednim stanem elastyczności i plastyczności chromatyny we wczesnej profazie I podziału. Komórki, do których przemieszczona została dodatkowa chromatyna, w wielu przypadkach rozwijają się normalnie. Struktura chromatyny po przemieszczeniu przez ścianę komórkową może być różna. W pracy zamieszczono fotografie nici chromatynowych o strukturze charakterystycznej dla leptotenu czy zygotenu. Świadczy to o tym, że chromatyna po przejściu do innej komórki może zachować właściwą sobie strukturę. W większości jednak przypadków chromatyna przeciskając się przez ścianę komórkową zatraca swoją strukturę i przybiera postać kuleczek. Kattermannowi nie udało się stwierdzić, co dzieje się z tą dodatkową chromatyną po I podziale komórki. Autor przypuszcza, że jest ona albo resorbowana przez cytoplazmę, albo może doprowadzić do powstania ziaren pyłku ze zwiększoną ilością chromosomów, a więc do powstania poliploidów.

Wg Bleiera, jak podaje Kattermann (str. 769), możliwość dalszego rozwoju przemieszczonej chromatyny uzależniona jest od tego, czy wraz z nią przesunięty został także sok jądrowy. Bleier utrzymuje, że sama chromatyna w obcej komórce wcześniej lub później ulegnie zniszczeniu. Kattermann obserwował także zachowanie się „Restzellen". W jego doświadczeniach komórki te prawie zawsze były anormalne, a często degenerowały. Co dzieje się z tymi komórkami w czasie dalszego ich rozwoju — nie zostało wyjaśnione.

Strukturą chromatyny, po jej przejściu przez ścianę komórkową, zajmował się także Gates (1911). Podaje on, że w pierwszym momencie po przeciśnięciu nici chromatynowej przez ścianę komórkową tworzy ona gęstą, zbitą, jednorodną masę. Wkrótce jednak struktura jej rozluźnia się i upodabnia do takiej, jaką miało jądro, z którego pochodzi. Dalszych przemian nie udało się prześledzić. Prawdopodobnie dodatkowa chromatyna zostaje resorbowana przez cytoplazmę komórki, na teren której została przemieszczona. Autor przypuszcza, że „Restzellen" (wg terminologii Kattermanna) nie degenerują. Jądro, z którego ubyło już trochę chromatyny, wygląda normalnie i przesuwa się z powrotem w kierunku środka komórki. Także jąderka i cytoplazma nie wykazują oznak degeneracji (str. 918).

Levitsky i Kattermann przypuszczają, że w naturze drogą cytomiksji mogą powstawać żywotne gamety ze zwiększoną liczbą chromosomów, co prowadziłoby do powstania poliploidów. Tischler

(1951) natomiast jest zdania, że dodatkowa chromatyna, która przedostaje się do sąsiedniej komórki, zostaje tam zniszczona.

Niektórzy autorzy używali terminu cytomiksja dla następstw zaburzeń w mitozie lub cytokinezie, doprowadzających do powstania komórek wielojądrowych lub komórek z dodatkowymi chromosomami. W tak luźnym znaczeniu stosują termin cytomiksja Müntzing i Prakken (1941) oraz Levan (1941). Większość autorów używa tego terminu w pierwotnym znaczeniu, wprowadzonym przez Gatesa.

Z przeglądu powyższego wynika, że reakcja jąder na zranienie tkanki może być dwojaka:

1. wewnątrzkomórkowe, odwracalne przesunięcia jąder w kierunku rany,
2. przenikanie jąder przez ściany komórkowe do sąsiednich komórek.

Dotychczas termin cytomiksja stosowany był na określenie przemieszczania jąder przez ściany komórkowe w komórkach macierzystych pyłku, podczas gdy oba zasadniczo różne typy reakcji jąder w komórkach somatycznych opisywane były jako reakcje traumatotaktyczne.

Sądzę, że termin cytomiksja należy stosować do wszystkich tkanek, określając nim przenikanie chromatyny do sąsiedniej komórki poprzez ściany komórkowe, zachowując określenie — traumatotaktyczna reakcja jąder — jedynie dla odwracalnych przemieszczeń jąder wewnątrz komórek. W tym rozszerzonym więc znaczeniu używać będę w tej pracy terminu „cytomiksja".

Niezwykłe zjawisko cytomiksji nasuwa liczne problemy. Najważniejsze z nich to: jakie są przyczyny tego zjawiska, jaki jest jego mechanizm, jaki jest los przeciśniętych części jądra i los obu komórek — tej z ubytkiem chromatyny i tej ze zwiększoną jej ilością.

Celem mojej pracy jest danie choćby częściowej odpowiedzi na powyższe pytania.

MATERIAŁ I METODY

Przedmiotem moich badań były skórka łusek i skórka młodego liścia oraz wierzchołki korzeni *Allium cepa*. Skórkę badano żywą i utrwaloną, wierzchołki korzeni — tylko utrwalone.

Skórkę zewnętrzną łuski i skórkę młodego liścia ściągano gwałtownie, bez nacięć i bez infiltracji, przy pomocy pincety (Strugger (1949, str. 6—7) podaje sposób izolowania skórki łuski, pozwalający otrzymać jak najmniej uszkodzone tkanki). Część skrawków oglądana była bez barwienia w wodzie wodociągowej lub w 8% roztworze sacharozy, inne utrwalano i barwiono acetokarminem, albo — po utrwaleniu CrAF —

barwiono hematoksyliną Haidenheina, hematoksyliną Ehrlicha lub metodą Feulgena. Materiał żywy nie barwiony oglądany był dodatkowo w kontraście fazowym i w ciemnym polu.

Dla wywołania cytomiksji w merystemie wierzchołkowym korzenia, szczytowe części korzeni długości 8—10 mm gnieciono aż do ich pęknięcia (charakterystyczny trzask) między dwoma szkiełkami podstawowymi i bezpośrednio po zgnieceniu utrwalano w modyfikacji utrwalacza Nawaszyna — CrAF 0,5—1—20, w ciągu 24 godzin. Materiał kontrolny utrwalano w ten sam sposób, ale po delikatnym odpreparowaniu. Skrawki grubości 5, 8, 10 μ barwiono fioletem gencjanowym z zielenią jasną i stosowano metodę Feulgena.

Żywotność komórek skórki sprawdzano poprzez obserwacje w kontraście fazowym i w ciemnym polu, barwienie witalne czerwienią obojętną i plazmolizę. Żywotność komórek korzenia badano stosując bezpośrednio po zgniataniu plazmolizę (40% sacharoza, 4 godziny), po czym splazmolizowane korzenie utrwalano w CrAF i sprawdzano stan splazmolizowania komórek na preparatach mikrotomowych. Splazmolizowane korzenie utrwalano w zwykłym utrwalaczu albo w utrwalaczu zawierającym 40% sacharozy. Wynik utrwalania był taki sam w obu wypadkach.

CYTOMIKSJA W SKÓRCE ŁUSEK CEBULI I W SKÓRCE MŁODYCH LIŚCI *ALLIUM CEPA* L.

Komórki zewnętrznej skórki łusek cebuli przylegają bardzo silnie do warstw subepidermalnych. Charakteryzują się one grubymi ścianami komórkowymi z dużymi jamkami prostymi (wielkość jamek 0,6—2,6 μ). W delikatnie ściągniętych płatkach skórki komórki są żywe, jednojądrowe. Posiadają one jądra o strukturze drobnoziarnistej, chondriom kulisty i pałeczkowaty. W takich komórkach cytomiksji nie obserwuje się zupełnie.

Aby spowodować przenikanie jąder przez ściany komórkowe, trzeba bardzo gwałtownie ściągnąć skórkę, ale i wtedy nie na każdym płatku obserwuje się cytomiksję. Niekiedy na 10—15 płatkach nie występuje żadne jądro przechodzące, ale na innych może ich być kilka, najczęściej w pobliżu miejsca uszkodzenia. Ze względu na sporadyczność zjawiska łuski cebuli nie są dogodnym obiektem do eksperymentowania.

Gwałtowne ściąganie skórki powoduje silne naprężenie ścian komórkowych i uszkodzenia komórek. Na płatach skórki występują zespoły komórek, których dolna część została oderwana i pozostały tylko górne ściany komórkowe z przylegającymi do nich bocznymi ścianami. Wśród pozostałych komórek, pozornie mechanicznie nie uszkodzonych, część komórek jest martwa, część — żywa, ale wyraźnie są one zmienione-

W czasie zabiegu ściągania skórki z bardzo wielu komórek jądra zostają usunięte. Ilość komórek bezjądrowych jest szczególnie duża na terenach z oderwaną dolną ścianą; znacznie mniejsza wśród komórek pozornie nie uszkodzonych mechanicznie. W obrębie komórek uszkodzonych i rozerwanych występują komórki pozornie dwujądrowe. Przy pobieżnych obserwacjach łatwo popełnić omyłkę sądząc, że są to nie uszkodzone komórki dwujądrowe i że ich dwujądrowość jest wynikiem cytomiksji. Staranna analiza mikroskopowa doprowadza do wniosku, że drugie jądro dostało się do tych komórek z przyległych komórek rozerwanych. W płynie, w którym zamknięty jest płatek skórki, znajduje się duża ilość luźnych jąder wypadłych z komórek. Z wielką łatwością dostać się one mogą do komórek rozerwanych. Jądra z dwujądrowych komórek można łatwo usunąć przez przemywanie skrawka wodą. Obserwując te same wybrane miejsca na płacie skórki przed i po przemywaniu, stwierdzono wielokrotnie wypłukiwanie jąder z komórek pozornie dwujądrowych. Często podobne wyniki daje ucisk na szkiełko przykrywkowe.

W częściach skórki zawierających całe, mechanicznie nie uszkodzone komórki nie ma komórek dwujądrowych. Badania w kontraście fazowym pozwalają twierdzić, że na terenie tym występują zarówno komórki martwe, jak i jeszcze żywe. W komórkach martwych cytoplazma jest ścięta, chondriom i leukoplasty trudne do wyróżnienia. Komórki te nie plazmolizują, a czerwień obojętna zabarwia ich jądro i lekko podbarwia cytoplazmę. W ciemnym polu silnie świeci ściana komórkowa, sferosomy i jądro, słabiej — strącona cytoplazma. W komórkach jeszcze żywych obserwuje się różne stopnie morfologicznych zmian: chondriom wyłącznie kulisty lub w postaci krótkich pałek, leukoplasty kuliste, często z dużą wakuolą. Jądra posiadają strukturę pozornie drobnoziarnistą, inne — gruboziarnistą, a niekiedy nawet mają zaznaczone terytoria chromosomowe. Komórki te jednak w różnym stopniu plazmolizują, a niekiedy można je nawet zdeplazmolizować. Czerwień obojętna zabarwia tylko ich wakuolę. W ciemnym polu świeci ściana komórkowa i sferosomy, niekiedy także lekko jądro. Cytomiksja występuje wyłącznie na terenach płatu z komórkami mechanicznie nie uszkodzonymi (nie rozerwanymi).

Wydaje się, że samo zjawisko przeciskania się jądra odbywa się błyskawicznie w momencie ściągania skórki. Dokonany natychmiast dodatkowy ucisk (zgniecenie komórek), nie wywołuje dalszego przemieszczania jąder, które wędrówkę rozpoczęły, ani też nie powoduje żadnych przesunięć pozostałych jąder (zgodnie z obserwacjami Miehego). Silny ucisk może tylko spowodować pęknięcie jądra przechodzącego w miejscu jego przejścia przez ścianę komórkową.

Wędrówka jęder jest bezkierunkowa, nie udało się ustalić żadnych zależności ani prawidłowości. Można tylko stwierdzić, że odbywa się częściej przez błony podłużne niż poprzeczne.

Tablica I, fot. 1 przedstawia jądro, którego niewielki „pączek" przedostał się do sąsiedniej komórki przez jedną jamkę. Obrazy takie spotyka się najczęściej. Jeżeli jednak przez kilka obok siebie położonych jamek przejdzie kilka „pączków" i to dostatecznie dużych, mogą one łączyć się ze sobą i otrzymujemy figury jak na tabl. I, fot. 2 i 3. Jąderka pozostają zawsze w komórce macierzystej.

Część jądra, która przeszła przez ścianę, nie wykazuje zwykle żadnej struktury (tabl. I, fot. 1 i 3). Jest to najczęściej gęsta, jednorodna substancja. Obie części jądra dają pozytywną reakcję Feulgena.

Szczególną uwagę zwrócono na sprawdzenie żywotności komórek biorących udział w cytomiksji, wobec sprzecznych wypowiedzi podanych w literaturze. Miehe (1901) i Gavaudan (1936) opisywali je jako zamierające lub martwe komórki, Su-Süan (1955a) — jako żywe.

W celu zbadania żywotności komórek i stopnia zmian składników protoplazmatycznych stosowano opisane już wyżej metody: kontrast fazowy, ciemne pole, czerwień obojętna, plazmoliza. Komórki, z których jądro przenika, wykazują wszystkie oznaki zamierania lub śmierci. Komórki, do których jądro przechodzi, najczęściej są także martwe lub w nielicznych przypadkach jeszcze żywe, ale z wyraźnymi objawami degeneracji. Tabl. I, fot. 4 przedstawia wynik barwienia czerwienią obojętną sąsiadujących ze sobą komórek żywych i martwych. Widoczne są na niej dwa jądra przenikające. Tabl. I, fot. 5 ilustruje wynik działania 40% sacharozy na ściągnięty płatek skórki: komórki z jądrami przechodzącymi nie zostały splazmolizowane. Obie te fotografie są dokumentacją twierdzenia, że komórki, z których jądra są przemieszczane są martwe.

W skórce ściągniętej z młodych, zielonych liści *Allium cepa* cytomiksję obserwuje się znacznie częściej niż w skórce łusek.

Tabl. II, fot. 1 i 2 przedstawiają fragmenty skórki młodego liścia. Liczne komórki z jądrami przechodzącymi do sąsiednich komórek występują nie tylko na brzegach płatka ale i w centralnej jego części, zarówno w komórkach skórki jak i w mezofilu. Kierunek cytomiksji jest nieokreślony. Skórka liści cebuli nie jest jednak dobrym obiektem do dokładniejszej analizy cytomiksji. Trudno jest oderwać skórkę liścia bez przyległych do niej komórek. Do zerwanego płata skórki przylegają zwykle 1—2 warstwy miękiszu, co utrudnia obserwacje i może być przyczyną fałszywych interpretacji.

Najlepszym obiektem do analizy zjawiska cytomiksji okazały się komórki korzeni.

CYTOMIKSJA W WIERZCHOŁKACH KORZENI *ALLIUM CEPA* L.

Nieliczni tylko badacze obserwowali cytomiksję w tkankach korzenia. Tischler podaje, że Miehe i Hottes badali ją w korzeniach *Vicia faba* umieszczonych poprzednio w nienormalnej temperaturze. Gavaudan (1936) obserwował cytomiksję w komórkach korzeni *Scilla peruviana* i *Muscari botryoides*. Żaden ze wspomnianych wyżej autorów nie podaje jednak, w jaki sposób wywoływano przemieszczanie jąder. Wiadomo przecież, że przy ostrożnym utrwalaniu korzeni, nie obserwuje się w ich tkankach cytomiksji.

Němec (1910) badał wierzchołki korzeni *Allium cepa* i *Pisum sativum*. Preparaty przygotowywał w następujący sposób: wierzchołki korzeni wkładał między dwa szkiełka, a następnie uciskał palcem aż do momentu, kiedy usłyszał charakterystyczny trzask (pęknięcie korzenia). Zgniecione wierzchołki utrwalał dopiero po upływie 48 godz. Podczas zgniatania część komórek zamierała, ale większość tkanek korzenia pozostawała żywa i w tych żywych komórkach mogły zachodzić podziały. W przyrannej części tkanki korzenia znajdowały się często wielkie komórki z dużymi jądrami. Niekiedy były to komórki dwu- lub trzyjądrowe, a czasem widać było zlewanie się tych jąder w jedno duże jądro. Němec widzi dwie drogi powstawania takich komórek: zakłócenia cytokinezy po normalnej mitozie i cytomiktyczne przenikanie jąder. Obserwował także na zgniecionych korzeniach komórki ze zwiększoną liczbą chromosomów, prawdopodobnie tetraploidalne. Němec przypuszcza, że takie tetraploidalne jądra mogły powstawać w wyniku cytomiksji.

Opisywane przez Němeca zjawiska były prawdopodobnie następstwem zaburzeń w cytokinezie i zlewania się jąder siostrzanych. Nie mogą być interpretowane jako nie budzące wątpliwości następstwa cytomiksji. Charakterystycznych figur cytomiktycznych Němec nie opisuje.

Struktury przypominające figury cytomiktyczne mogą powstawać przy zakłóceniach przebiegu podziałów komórkowych. Dufrénoy i Dusseau (1939) podają przykłady powstawania ściany komórkowej w dzielącej się komórce, jeszcze przed zupełnym rozejściem się chromosomów. Zjawiska te obserwowano przy działaniu niskiej temperatury podczas formowania się ziaren pyłku u *Nicotiana glauca* lub braku boru w komórkach merystematycznych pąków bobu. Powstające wtedy „mostki chromosomowe", przebiegające przez nowo powstałą przegrodę pierwotną, sprawiają wrażenie przechodzenia chromosomów z jednej komórki do drugiej.

Doświadczenia nad wyzwoleniem cytomiksji w komórkach skórki przez jej gwałtowne ściąganie nasunęły myśl, że występuje ona pod wpływem

gwałtownego rozciągnięcia komórki. Opierając się na tym przypuszczeniu należało oczekiwać, że i w korzeniu przy zastosowaniu odpowiednich zabiegów, powodujących podobne rozciągnięcie i naprężenie ścian, można będzie także obserwować zjawisko przemieszczania jąder komórkowych w miejscach maksymalnego rozciągnięcia. Jednym z najprostszych takich sposobów jest zgniecenie całego korzenia, aż do spowodowania pęknięcia. Zastosowanie tej metody do wywołania cytomiksji w korzeniu pozwala jednocześnie sprawdzić wysuniętą wyżej hipotezę. Metoda gniecenia wierzchołków korzeni między dwoma szkiełkami podstawowymi okazała się bardzo dobrą. Tkanka korzenia zostaje w kilku miejscach rozerwana podłużnymi szczelinami, najczęściej w górnych jego partiach. Część dolna — merystematyczna jest najbardziej odporna na uszkodzenie.

Na skrawkach mikrotomowych ze zgniecionego uprzednio korzenia figury cytomiktyczne spotyka się przeważnie w bezpośrednim i w dalszym sąsiedztwie szczelin powstałych przy pęknięciu.

Kierunek, w którym przesuwają się jądra, jest tutaj przeważnie określony: jądra „wędrują" w kierunku uszkodzenia (tabl. II, fot. 3, 4). Zasada ta dotyczy nie tylko komórek najbliżej położonych, ale także 3 czy 4 rzędu komórek od rany. Stąd często szczelina otoczona bywa pączkami z jąder komórek otaczających (tabl. II, fot. 4).

Istotnym zagadnieniem w zjawisku cytomiksji jest droga przenikania — miejsce w ścianie komórkowej, przez które przechodzi chromatyna. Miehe (1901) i Su-Süan (1955a, b), twierdzą że przemieszczanie chromatyny odbywa się poprzez jamki w ścianach komórkowych. Miehe przypuszcza, że przenikanie to odbywa się poprzez drobne otwory pola jamkowego, po uszkodzeniu połączeń plazmatycznych, tj. przez pory plazmodesmów. Jungers (1930) uwzględniając małą średnicę por plazmodesmów nie zgadza się z interpretacją Miehego. Jungers przypuszcza, że jądro wypycha błonę dna jamkowego: jest ona delikatna i łatwa do przerwania. Farmer (podaję za Jungersem str. 73) przypuszczał, że błona dna jamkowego może być przez jądro rozpuszczona.

W opisie cytomiksji w skórce łusek cebuli wskazano, że odbywa się ona poprzez jamki. Jest to szczególnie dobrze widoczne na tabl. I, fot. 3. W komórkach wierzchołka korzenia łatwo można zaobserwować jamki z góry z tkwiącą w nich substancją chromatynową (tabl. III, fot. 1 i 2). Tabl. III, fot. 2 przedstawia zniekształcone jądro (widoczne z góry) z wyraźnymi fragmentami przenikającymi do sąsiedniej komórki. Nie ulega więc wątpliwości, że chromatyna przenika przez jamki. Wobec niewielkich rozmiarów jamek i submikroskopowej średnicy por w merystematycznych komórkach korzenia cebuli, bezpośrednie obserwacje mikro-

skopowe nie mogą rozstrzygnąć, czy przenikanie chromatyny odbywa się poprzez pory plazmodesmów, czy też poprzez całą jamkę. Jednakże jednorodna, zbita struktura chromatyny przeciśniętej do sąsiedniej komórki wskazuje raczej na przenikanie jej przez pory.

Ilość chromatyny przechodzącej do sąsiedniej komórki bywa bardzo różna. Najczęściej są to mniejsze lub większe, pojedyncze krople (tabl. III, fot. 3, 4; tabl. IV, fot. 1, 2, 4, 6). Z tabl. IV, fot. 1, 2, 4, 6 wynika, że przez jedno pole jamkowe może przejść znaczna część jądra. Pączków wychodzących z jednego jądra może być kilka i mogą znaleźć się w różnych komórkach (tabl. III, fot. 5).

Wszystkim tym wyżej opisanym obrazom towarzyszy nieznaczne odkształcenie jądra — jego przesunięcie i wydłużenie w kierunku ściany komórkowej. W nielicznych tylko przypadkach jądro ulega bardzo silnemu rozciągnięciu przez całą komórkę, a jego części przemieszczane być mogą nawet do kilku komórek otaczających (tabl. V, fot. 1 i 2). Gavaudan (1936) obserwował w korzeniu *Scilla* i *Muscari* nici chromatynowe, mogące ciągnąć się nawet przez dziesiątki komórek. Podobnie Su-Süan (1955a) i Küster (1956) w komórkach epidermy cebuli opisują i podają ilustracje jądra przeciągniętego aż do komórki trzeciej. Ja nie obserwowałam tak wydłużonych jąder ani w skórce, ani w korzeniu cebuli.

W korzeniu chromatyna przemieszczona do innej komórki, podobnie jak i w większości wypadków w skórce, nie wykazuje żadnej struktury. Po przejściu przez jamkę tworzy się mniejsza lub większa bryła jednorodnej, skondensowanej, silnie barwiącej się substancji (tabl. IV, fot. 1—6).

W części jądra, pozostałej we własnej komórce, rozmieszczenie chromatyny zmienia się i bywa bardzo różne. Na terenie jądra najbliższym jamki obserwuje się zagęszczenie chromatyny (tabl. IV, fot. 4, 5, 6). Na pozostałym terenie jądra rozkład chromatyny jest raczej równomierny. Jąderka są wyraźnie wyodrębnione i położone centralnie (tabl. IV, fot. 1, 2).

Tabl. IV, fot. 6 przedstawia wynik reakcji Feulgena. Obie części jądra dają pozytywną reakcję. Zagęszczenie DNA jest większe w „pączku".

Szczególny układ chromatyny obserwuje się w jądrach, które ulegają odkształceniu i rozciągnięciu, a o których już powyżej wspomniano (tabl. V, fot. 1, 2). Substancja chromatynowa układa się w „nitki" biegnące w kierunku jamek, przez które przenika do sąsiedniej komórki. Przy różnokierunkowym przesuwaniu się różnych części tego samego jądra otrzymuje się rozciągniętą siatkę. Takie deformacje jądra wskazują na działanie sił ssących.

Przedstawione powyżej opisy dotyczyły przemieszczania jąder interfazowych.

W literaturze spotyka się wiele danych o przemieszczaniu jąder w cza-

się ich podziału, a więc o przemieszczaniu chromosomów. Dotyczy to przede wszystkim cytomiksji w komórkach macierzystych pyłku (Levitsky i inni). Su-Süan opisuje takie przypadki także w komórkach skórki nasady młodego liścia.

W wierzchołku korzenia cebuli zaobserwowałam także komórki dzielące się, z których część chromosomów była przemieszczana do sąsiednich komórek. Udało się stwierdzić cytomiksję niemal we wszystkich fazach podziału: tabl. VI, fot. 1 — profaza i prometafaza, fot. 2 — anafaza, fot. 3, 4, 5 — telofaza. Szczególnie silnie uwidoczniona jest tutaj homogenizacja chromatyny po przejściu przez jamki. Chromosomy tworzą zbitą, bezstrukturalną masę. Na tabl. VI, fot. 3 i 4 wyraźnie zaznaczony jest fragmoplast. Wraz z chromosomami uległ on przesunięciu w kierunku ściany komórkowej, ale nie został zgnieciony. Podobnie, jak we wszystkich przypadkach przemieszczania jąder spoczynkowych w komórkach skórki lub korzenia, tak i przy cytomiksji podczas mitozy nie obserwuje się znaczniejszej deformacji tej części jądra, która pozostaje we własnej komórce. Można więc przypuszczać, że działają tutaj zlokalizowane siły ssące, które wyciągają część chromatyny z komórki, ale nie deformują reszty jądra. Odkształcenie powinno by towarzyszyć siłom tłoczącym jądro przez jamkę.

W korzeniach plazmolizowanych bezpośrednio po zgnieceniu cytomiksję obserwuje się bardzo rzadko. Można by wytłumaczyć to w następujący sposób. Przemieszczanie jąder, odbywające się w momencie zgniecenia korzenia, zachodzi w komórkach jeszcze żywych. Następstwem cytomiksji jest silna degeneracja komórek, prowadząca do ich zamierania lub natychmiastowej śmierci. Jeżeli śmierć komórki, w której zaszła cytomiksja, nastąpi dopiero po plazmolizie, skurcz splazmolizowanego protoplastu może spowodować cofnięcie jądra z jamki. Jeżeli natomiast śmierć komórki jest natychmiastowym następstwem cytomiksji, komórka nie splazmolizuje i chromatyna pozostaje w jamce.

40% roztwór sacharozy powoduje bardzo silną plazmolizę żywych komórek wierzchołka korzenia. Komórki, z których jądra przechodzą, nie plazmolizują (tabl. V, fot. 3, 4), ale komórki, do których jądra są przemieszczane w nielicznych przypadkach mogą lekko plazmolizować.

Badania przeprowadzone na korzeniu potwierdziły wyniki analizy skórki: komórki, z których jądro przenika, zostają podczas cytomiksji znacznie silniej uszkodzone od komórek, do których jądro jest wciągane. W czasie obserwacji mikroskopowych stwierdza się śmierć komórek oddających chromatynę oraz silną degenerację lub także całkowite zamieranie komórek przyjmujących chromatynę dodatkową.

DYSKUSJA

Zjawisko cytomiksji, jak wynika z danych literatury i własnych obserwacji, stwierdzane było na różnym materiale: w skórce i w warstwach subepidermalnych liści, w tkankach korzeni, w tapetum i w komórkach macierzystych pyłku.

Cytomiksja jest zjawiskiem niezwykłym i zaskakującym. W związku z tym, narzuca się konieczność zanalizowania jej przyczyn i mechanizmu, zbadania drogi i sposobu przenikania chromatyny poprzez ścianę komórkową oraz jej stanu po przeniknięciu do sąsiedniej komórki, jak również sprawdzenie stanu żywotności komórek o zwiększonej i zmniejszonej ilości chromatyny.

Bodźce chemiczne nie powodują przemieszczania jąder z jednej komórki do drugiej. Bodźce te mogą jedynie wywoływać chemotaktyczne przesunięcia jąder na terenie własnej komórki: ruchy te są zwykle odwracalne. Traumatotaktyczne ruchy jąder są takimi właśnie reakcjami.

Najczęściej wymienianą w literaturze przyczyną przenikania jąder przez ściany komórkowe są uszkodzenia mechaniczne tkanki. Uszkodzenia mechaniczne mogą być spowodowane nieświadomie podczas utrwalania materiału (Tischler; Miehe, Kattermann) lub spowodowane celowo (Němec, Levitsky). Su-Süan wyklucza bodziec mechaniczny jako przyczynę zjawiska, jednakże wyniki jego doświadczeń podane w pracy z 1955 (a) roku wskazują właśnie na czynniki mechaniczne jako na bodziec cytomiksji. Su-Süan prowadził badania na ściągniętych płatkach skórki *Allium cepa, A. sativum* i *A. fistulosum*, starając się zerwać skórkę razem z przylegającymi do niej warstwami komórek. Przenikanie jąder w głębszych warstwach sprawdzał na skrawkach poprzecznych. Na tak przygotowanych preparatach obserwował często występowanie cytomiksji sądząc, że jest to zjawisko normalne, nie spowodowane przez siły działające z zewnątrz.

Nie każde mechaniczne uszkodzenie tkanki wywołuje cytomiksję. Cytomiksję w skórce łusek cebuli wywołuje jedynie gwałtowne odrywanie skórki, nie powoduje jej natomiast przecięcie łuski lub nakłucie igłą. Cytomiksja nie jest więc bezpośrednią reakcją na zranienie tkanki, ani następstwem różnic w ciśnieniu osmotycznym między żywymi i martwymi komórkami na granicy rany.

Wydaje się, że warunkiem powstania cytomiksji jest nagłe rozprężenie hydrostatyczne, nagłe rozciągnięcie komórek. Takie rozprężenie powstaje przy gwałtownym i silnym odrywaniu skórki i przy pękaniu zgniatanego korzenia. Pęknięcie tkanki w korzeniu następuje w miejscu najsilniejszego naprężenia: rozerwanie jest już przekroczeniem maksimum

tego naprężenia. Takie właśnie metody stosowano w tej pracy i wtedy powodowano występowanie cytomiksji.

W świetle takiej hipotezy staje się zrozumiała błyskawiczność zjawiska, o czym wspomina Miehe, a na co już i w tej pracy uprzednio zwracano uwagę.

Nagłe rozprężenie hydrostatyczne w tkankach jest przyczyną wystąpienia sił ssących, działających między komórkami. W komórkach oddających chromatynę nie obserwuje się zniekształceń morfologicznych, co wskazuje właśnie na działanie sił ssących, a nie tłoczących (tabl. VI, fot. 3 i 4). Przenikanie jąder następuje w kierunku zmniejszonego ciśnienia, o czym świadczy przemieszczanie jąder w kierunku szczeliny.

Droga przenikania chromatyny z jednej komórki do drugiej nie budzi wątpliwości. Cytomiksja odbywa się poprzez jamki. Mogą być jednak dwa różne sposoby przenikania przez jamkę: chromatyna może być wessana przez pory plazmodesmów albo przez otwory powstałe przez częściowe lub całkowite przerwanie błony zamykającej jamkę.

Wg obliczeń badaczy amerykańskich (Scott, Hamner, Baker, Bowler 1956), posługujących się mikroskopem elektronowym, wielkość jamek w komórkach merystematycznych korzenia cebuli waha się w granicach: 1—2 μ dla jamek okrągłych, oraz ca 3×5 μ dla eliptycznych. Średnica por plazmodesmów wynosi 0,07—0,17 μ. Własne pomiary wielkości jamek na badanym materiale zgodne są z wyżej podanymi. Średnicy por oczywiście nie dało się obliczyć. Komórki cebuli, mające bardzo małe pory dna jamkowego, nie są dogodnym obiektem do rozstrzygnięcia poprzez bezpośrednie obserwacje, w jaki sposób chromatyna przenika przez jamki. Jednakże analiza struktury wessanej chromatyny pozwala przypuszczać, że są dwa różne sposoby przenikania jej poprzez jamki. W większości przypadków ta część jądra, która została przemieszczona do innej komórki, tworzy zbitą jednorodną masę (tabl. I, fot. 3; tabl. III, fot. 3, 4; tabl. IV, fot. 1—6), co wskazywałoby na wessanie jej przez submikroskopowe pory plazmodesmów. Czasem jednak chromatyna po przejściu przez jamki zachowuje swoją strukturę (tabl. I, fot. 2). W takich wypadkach jądra są prawdopodobnie wciągane poprzez większe otwory w rozerwanej błonie dna jamki.

Następnym z kolei zagadnieniem, nasuwającym się przy analizie cytomiksji, obok mechanizmu tego zjawiska, jest żywotność komórek o zwiększonej i zmniejszonej ilości chromatyny.

We wstępie pracy przedstawiono poglądy niektórych badaczy na żywotność komórek macierzystych pyłku oddających lub przyjmujących substancję jądrową. Zagadnienie to nie zostało definitywnie rozstrzygnięte. Różne są również opinie na temat żywotności komórek skórki i komórek korzenia, w których wystąpiła cytomiksja. Miehe twierdzi, że komórki

skórki z jądrami przechodzącymi zamierają bardzo szybko. Także G a v a u d a n badając cytomiksję w komórkach korzenia stwierdza, że komórki te są martwe. Inny pogląd reprezentuje S u - S ü a n. Twierdzi on, że wędrówka jąder jest normalnym zjawiskiem zachodzącym w komórkach żywych, w normalnie rozwijających się organach rośliny. Sądzi on, że dodatkowa chromatyna może łączyć się z jądrem komórki, do której została przemieszczona. Tylko bardzo ogólnikowo wspomina o zmianach i depresjach w komórce, wywołanych wędrówką jąder, nie przypisując im jednak istotniejszego znaczenia.

Badania moje, prowadzone na takim samym materiale, na jakim pracował S u - S ü a n, prowadzą do zgoła przeciwnych wniosków. Wyniki obserwacji komórek w kontraście fazowym i w ciemnym polu, zastosowanie barwienia witalnego i plazmolizy pozwala stwierdzić, że komórki, z których jądra zostały przemieszczone, są martwe lub zamierające. Komórki, do których jądro jest przesuwane, są zawsze silnie uszkodzone, często zamierające lub także martwe. Przenikanie jąder zachodzi prawdopodobnie w żywych jeszcze komórkach, ale jego następstwem jest śmierć komórek, przynajmniej tych, z których jądra są przemieszczane.

W świetle tych obserwacji uważam za nieprawdopodobne przypuszczenia L e v i t s k y'e g o i K a t t e r m a n n a o możliwości powstawania poliploidów drogą cytomiksji w komórkach macierzystych pyłku.

Cytomiksji w komórkach macierzystych pyłku nie badałam. Na podstawie danych z literatury wiadomo, że cytomiksja w komórkach macierzystych pyłku wywoływana jest uszkodzeniami mechanicznymi oraz że w zasadzie ma taki sam charakter, jak w tkankach somatycznych. Można więc oczekiwać, że mechanizm jej i następstwa będą takie same, jak w komórkach skórki i korzenia. Zakładając, że w obu wypadkach istnieją takie same bezpośrednie przyczyny cytomiksji, tj. nagłe różnice w ciśnieniu hydrostatycznym, przypuszczam, że różnice te w pylnikach wywoływane są przez nagłe zwolnienie naturalnego stanu rozprężenia w zwartej jeszcze tkance komórek macierzystych pyłku. W skórce i w korzeniu przyczyną tych różnic jest lokalne rozprężenie, powstające przy zrywaniu skórki lub zgniataniu korzenia.

Hipotezę tę zamierzam sprawdzić w dalszych eksperymentalnych badaniach cytomiksji.

WNIOSKI

Na podstawie przeprowadzonych badań wyciągnąć można następujące wnioski:

1. Termin „c y t o m i k s j a" stosować należy do wszystkich tkanek.

określając nim przenikanie chromatyny do sąsiedniej komórki poprzez jamki w ścianach komórkowych, zostawiając określenie „traumatotaktyczna reakcja jąder“ jedynie dla odwracalnych przemieszczeń jąder wewnątrz komórek.

2. Zjawisko cytomiksji można wywołać w zewnętrznej skórce łusek cebuli, w skórce liścia i w tkankach wierzchołka korzenia przez zabiegi mechaniczne, powodujące nagłe różnice w stanie rozciągnięcia mechanicznego komórek (nagłe ściąganie skórki pincetą, gniecenie korzenia aż do pęknięcia). Stan maksymalnego rozciągnięcia osiągany jest w miejscach szczególnie mocnego przytwierdzenia komórek skórki do warstw subepidermalnych w liściu lub w miejscach pęknięcia korzenia.

3. Na ściągniętej skórce łusek cebuli figury cytomiktyczne są zjawiskiem sporadycznym; występują najczęściej przy brzegach płatka skórki. W skórce liścia cytomiksja jest zjawiskiem bardzo częstym i występuje na całej powierzchni skrawka. W zgniecionym korzeniu cytomiksja występuje wokół każdej szczeliny, powstałej w wyniku rozerwania tkanki pod wpływem ucisku.

W ściągniętej skórce przenikanie jąder jest pozornie bezkierunkowe, w korzeniu — skierowane do szczelin.

4. Cytomiksja jest zjawiskiem błyskawicznym.

Jądra przenikają do sąsiedniej komórki poprzez jamki w ścianach komórkowych. Wydaje się, że przemieszczanie to odbywa się zarówno przez pory plazmodesmów, jak i przez większe otwory powstałe przez rozerwanie błony zamykającej jamkę.

5. Do sąsiednich komórek mogą przenikać mniejsze lub większe części jąder, przy czym jąderka nie są przemieszczane.

Cytomiksji podlegają zarówno jądra spoczynkowe, jak i jądra we wszystkich stadiach mitozy (przemieszczanie chromosomów).

6. Chromatyna, po przeniknięciu przez jamkę, tworzy zwykle zbitą, jednorodną masę, czasem jednak zachowuje właściwą dla jądra komórkowego strukturę. Wydaje się, że struktura przemieszczonej chromatyny jest związana z drogą jej przenikania. Po przeciśnięciu przez małe otwory plazmodesmów chromatyna staje się jednorodna i zbita, przeciskając się zaś przez większe otwory jamek — może zachować wyjściową strukturę.

7. Obserwacje kształtu jąder, konfiguracji i układu chromatyny oraz innych składników komórkowych pozwalają przypuszczać, że przemieszczanie jąder jest wywołane przez siły ssące, a nie tłoczące.

8. Komórki pozbawione części chromatyny są zamierające lub martwe, zaś komórki, do których chromatyna została przemieszczona, są bardzo silnie zdegenerowane, często zamierające lub martwe.

9. Rozważania nad mechanizmem cytomiksji skłaniają do przyjęcia hipotezy opartej na działaniu ciśnienia hydrostatycznego.

Zjawisko cytomiksji polega prawdopodobnie na wessaniu jądra poprzez otwory w jamkach do sąsiedniej komórki, mającej znacznie niższe ciśnienie hydrostatyczne. Nagłe różnice w wewnętrznym ciśnieniu hydrostatycznym sąsiednich komórek powstają wskutek nierównomiernego rozciągnięcia mechanicznego tych komórek, przy odrywaniu skórki lub gnieceniu korzenia. Maksymalny stan rozprężenia hydrostatycznego powstaje w miejscach maksymalnego rozciągnięcia mechanicznego komórek, tj. w miejscach szczególnie mocnego przytwierdzenia komórek skórki lub w miejscach pęknięcia tkanek korzenia. Cytomiksja w tkankach rozgniatanego korzenia lub zrywanej pincetą skórki byłaby więc następstwem eksperymentalnie wywołanego rozprężenia.

Cytomiksja w komórkach macierzystych pyłku jest prawdopodobnie następstwem nagłych, lokalnych zaburzeń naturalnej równowagi hydrostatycznej w zwartej jeszcze tkance komórek macierzystych pyłku.

Praca niniejsza została wykonana w Katedrze Anatomii i Cytologii Roślin Uniwersytetu Warszawskiego. Panu profesorowi dr H. Teleżyńskiemu wyrażam podziękowanie za kierownictwo pracy i cenne wskazówki udzielane w czasie prowadzenia badań. Profesorowi dr J. Szulecie składam także serdeczne podziękowanie za cenne rady.

Katedra Anatomii i Cytologii Roślin
Uniwersytetu Warszawskiego
(Wpłynęło dn. 9.10.1959 r.)

SUMMARY

There are numerous reports on the displacement of nuclei within one cell or through the cell-wall from one cell to another. Such displacements occur after mechanical injuries of the tissue.

The reaction of cell nuclei to injuries of the tissue may be twofold:

1) intra-cellular reversible displacements of the nuclei in the direction of the injury, described for the first time by Tangl (1885),

2) displacements of nuclei through the cell-wall to neighbouring cells, described for the first time by Miehe (1901) in the epidermis peeled with forceps from leaves of *Allium cepa* and *Iris*.

The latter type of response by nuclei to mechanical injury is especially frequent in pollen mother cells. The process of extrusion of chromatin from the nucleus of one pollen mother cell into the cytoplasm of the adjacent mother cell, observed for the first time by Körnicke (1901), was called by Gates (1911) cytomixis.

The term cytomixis has been applied so far only to pollen mother cells, whereas both types of nuclear reactions in somatic tissues, which are essentially different in their character, have been defined as traumatotactic reactions. In the opinion of this author the term cytomixis

should be applied to all tissues and should refer to the penetration of the chromatin from one cell to neighbouring cell through the pits in cell--walls. On the other hand, the term traumatotactic nuclear reaction should be restricted only to reversible displacements of nuclei within one cell.

The aim of this investigation has been to search for an explanation of the causes and the mechanism of this unusual phenomenon and to investigate the manner in which chromatin penetrates through the cell--wall as well as the state of chromatin after it penetrated into a neighbouring cell. Moreover, the viability of cells with an increased and reduced amount of chromatin was also studied.

For experiments the epidermis of bulb scales, the epidermis of young leaves, and root tips of *Allium cepa* were used.

The outer epidermis of onion scales and of leaves was torn off with forceps by a sharp movement. Root tips were pressed till they burst between two slides and fixed immediately. The epidermis was examined in vivo and in fixed preparations (CrAF, acetocarmine), whereas only fixed root tips (CrAF) were studied. The isolated epidermis and thin sections of roots were stained by various methods (Feulgen reaction, gentian violet, Heidenhain's haematoxylin, Ehrlich's haematoxylin, acetocarmine).

The viability of epidermal cells was checked by phase contrast and dark field examinations, by in vivo staining, and by plasmolysis. The viability of root cells was controlled by plasmolysing them in 40% saccharose during 4 hours directly after crushing, fixing in CrAF, and examining the state of plasmolysis on microtome sections.

The conclusions to be drawn from the results of these experiments can be summarized as follows:

1) Cytomixis can be brought out in the outer epidermis of bulb scales, in the epidermis of leaves, and in the tissue of root tips by mechanical factors causing sudden differences in the state of mechanical strain in cells (the sudden tearing off of the epidermis or the crushing of root tips). The greatest strains arise where epidermal cells are most strongly attached to the subepidermal layer in leaves, or at the points where the tissue breaks in root tips.

2) On the peeled epidermis of onion scales cytomixis is observed only occasionally usually at the borders of a torn off flake. In the epidermis of leaves cytomixis is very frequent and occurs on the whole surface of the torn off flakes. In crushed roots cytomixis occurs along every crack in the tissue injured by crushing.

In the peeled epidermis the displacement of nuclei seems to take place in all directions, whereas in root tips it is directed towards the cracks.

3) Cytomixis is an instantaneous phenomenon. The nuclei penetrate to neighbouring celles through the pits in cell-walls. It seems that this displacement can take place both through the pores of the plasmodesmata as well as through larger perforations torn in the membrane closing the pits.

4) The part of a nucleus which penetrates into a neighbouring cell may be small or large, however, the nucleoli are not transfered. No instances of unquestionably whole nuclei penetrating a neighbouring cell have been observed.

Cytomixis affects both the resting nuclei and the dividing ones at all stages of mitosis (the displacement of chromosomes).

5) After penetrating a cell through the pits in the cell wall chromatin usually forms a compact homogeneous mass, but sometimes it retains the structure characteristic for cell nuclei. It seems that the structure of displaced chromatin is associated with the manner in which it penatrates into the cell. If it is forced through the small pores it is homogeneous and compact, but when it passes through larger perforations it can retain its original structure.

6) Observations of the shape of nuclei as well as of the configuration and the arrangement of chromatin seem to indicate that the displacement of chromatin is caused by suction forces not by pressure.

7) Cells from which chromatin is displaced die and the ones into which chromatin penetrates either die or are strongly injured.

8) Considerations on the mechanism of cytomixis seem to support the hypothesis that it is based on hydrostatic pressure.

Cytomixis probably consistes in the suckicg in of a nucleus through pores or larges perforations in the pit membrane into a neighbouring cell where the hydrostatic pressure is much lower. The sudden differences of internal pressures between neighbouring celles are brought out by the unequal mechanical stretching of these cells when the epidermis is being torn off or the root tips crushed. The lowest pressure is at the places where the mechanical stretching of a cell is greatest, i. e. mainly where epidermal cells are most strongly attached or where root tissue breaks. Cytomixis in pollen mother cells is probably the result of sudden local disturbances of the natural hydrostatic pressure equilibrium in the still compact tissue of those cells.

It is the author's intention to check the above hypothesis in the course of future experimental investigations on the problem.

The experiments here reported were carried out at the Department of Plant Anatomy and Cytology of the Warsaw University. The author's most sincere gratitude is due to Professor H. Teleżyński for his kind guidance and help in the course of this investigation and to Professor J. Szuleta for his valuable advices.

LITERATURA

Dufrénoy J. et Dusseau A., 1939, Connexions nucléaires entre cellules voisines, Rev. de Cytol. et de Cytophysiologie Végét. 3: 173—180.

Gates R. R., 1911, Pollen formation in *Oenothera gigas*, Ann. of Bot. 25: 909—940.

Gavaudan P., 1936, Sur les phénomènes de diapédèse nucléaire dans les cellules végétales, C. R. Soc. Biol. France 123: 889—891.

Jungers V., 1930, Recherches sur les plasmodesmes chez les végétaux I, La Cellule 40: 7—82.

Kattermann G., 1933, Ein Beitrag zur Frage der Dualität der Bestandteile des Bastardkernes, Planta 18: 751—785.

Küster E., 1956, Die Pflanzenzelle, Jena, G. Fischer.

Levitsky G. A., 1928, Experimentally induced translocation of chromosomes from one cell to another, Joun. Soc. Bot. Russie 13: 19—25.

Levan A., 1941, Syncyte formation in the pollen-mother-celles of haploid *Phleum pratense*. Hereditas 27: 243—252.

Loos W., 1931, Zur Kenntnis der Wundreaktionen des pflanzlichen Zellkerns. Protopl. 14: 331—340.

Miehe H., 1901, Ueber Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes, Flora 88: 105—142.

Milovidov P., 1949, Physik und Chemie des Zellkernes. Protoplasma-Monographien, Bd. 20, Berlin-Nikolassee, Gebrüder Borntraeger.

Müntzing A. und Prakken R., 1941, Chromosomal aberrations in rye populations, Hereditas 27: 273—308.

Němec B., 1910, Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen, Berlin, Verlag Gebr, Borntraeger.

Nestler A., 1898, Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas, Sitz. ber. Akad. Wiss. Wien. math.-naturw. Kl. 107: 708—730.

Scott F. M., K. C. Hamner, E. Baker and E. Bowler, 1956, Electron microscope studies of cell wall growth in the onion root, Amer. Journ. Bot. 43: 313—324.

Strugger S., 1949, Praktikum Zell- und Gewebephysiologie der Pflanze. Berlin-Göttingen-Heidelberg, Springer-Verlag.

Su-Süan W., 1955a. Predvaritel'noe soobščenie o javlenii peredwiženija jader čerez otverstija oboločki rastitel'noj kletki, Acta. Bot. Sin. 4: 91—100.

Su-Süan W., 1955b. Vopros o javlenii peredviženija jader čerez otverstija oboločki rastitel'noj kletki, Acta. Bot. Sin. 4: 233—243.

Tischler G., 1951, Allgemeine Pflanzenkaryologie. Hand. der Pflanzenanatomie, K. Linsbauer, Berlin-Nikolassee, Gebrüder Borntraeger.

Tablica I

Fragmenty zewnętrznej skórki z łusek cebuli *Allium cepa*

Fot. 1. Widoczny fragment jądra przeciśnięty przez jamkę. CrAF, hemat. żel. (Haidenheina)

Fot. 2. Widoczne przeciśnięcia się jądra przez dwie jamki. Acetokarmin

Fot. 3. Część jądra przedostała się do sąsiedniej komórki przez liczne jamki. CrAF, hemat. żel.

Fot. 4. Wynik barwienia czerwienią obojętną: w żywych komórkach zabarwiona wakuola, w martwych — jądra (także jądra przechodzące)

Fot. 5. Fragment skórki po splazmolizowaniu. Komórki z jądrami przechodzącymi nie zostały splazmolizowane

Wszystkie mikrofotografie reprodukowane są w trzech powiększeniach: ca 500×, ca 1000×, ca 1500×.

Plate I

Fragments of outer bulb scales epidermis of *Allium cepa*

Fig. 1. Note the fragment of nucleus forced through a pit. CrAF, Heidenhain's haematoxylin

Fig. 2. A nucleus forced through two pits into a cell. Acetocarmine

Fig. 3. Part of a nucleus which penetrated a neighbouring cell through several pits. CrAF, Heidenhain's haematoxylin

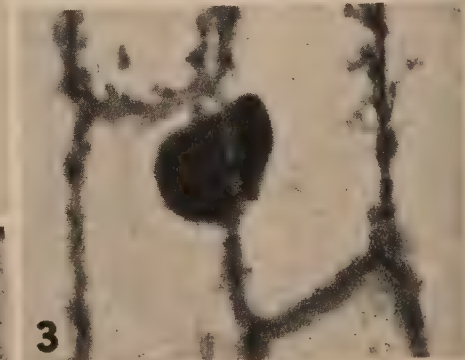
Fig. 4. Results of staining with neutral red: vacuoles are stained in living cells and nuclei (also displaced nuclei) in dead ones

Fig. 5. Fragment of epidermis after plasmolysis. Cells with displacing nuclei are not plasmolysed

*** All the microphotographs are magnified ca, 500, 1000, or 1500 times.**


1


2


3


4


5

Tablica II

Fot. 1 i 2. Fragmenty skórki z młodego liścia. Widoczne liczne jądra przechodzące. CrAF, hemat. Ehrlicha

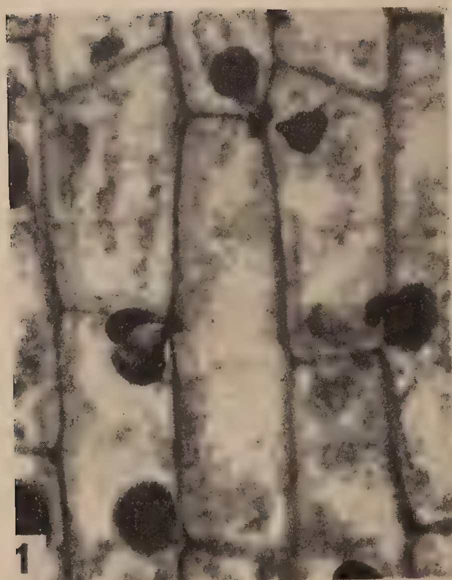
Fot. 3 i 4. Zgnieciony korzeń cebuli. Przemieszczenie jąder w kierunku szczeliny. CrAF, fiolet gencjanowy

Plate II

Fig. 1 and 2. Fragments of epidermis from young leaf. Note the numerous displacing nuclei. CrAF, Ehrlich's haematoxylin

Fig. 3 and 4. Crushed root of onion. The nuclei are displacing towards the break. CrAF, gentian violet

TABLICA II — PLATE II









T a b l i c a III

Fragmenty skrawków mikrotomowych zgniecionego korzenia *Allium cepa*, CrAF, fiolet gencjanowy i zieleń jasna

Fot. 1 i 2. Widoczna substancja jądrowa (chromatyna) tkwiąca w jamkach (widok z góry)

Fot. 3. Część jądra przemieszczona do przyległej komórki

Fot. 4. Do jednej komórki przeciśnięte zostały części jąder z dwu różnych komórek

Fot. 5. Fragmenty jednego jądra przemieszczone do dwu różnych komórek

P l a t e III

Microtome sections fragments of crushed root of *Allium cepa*. CrAF, gentian violet, and light green

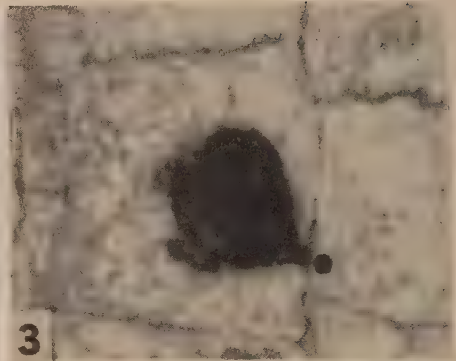
Fig. 1 and 2. Note the nuclear substance (chromatin) caught in the pits (top view)

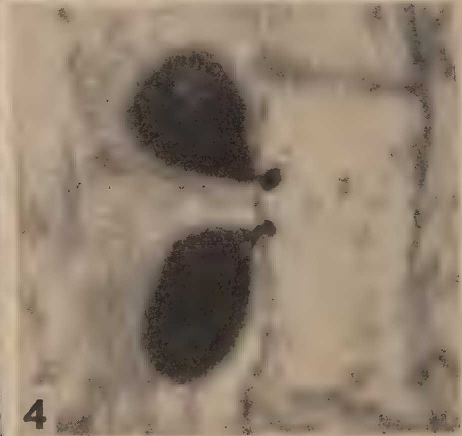
Fig. 3. Part of nucleus displaced into a neighbouring cell

Fig. 4. Parts of nuclei from two neighbouring cells displaced to one cell

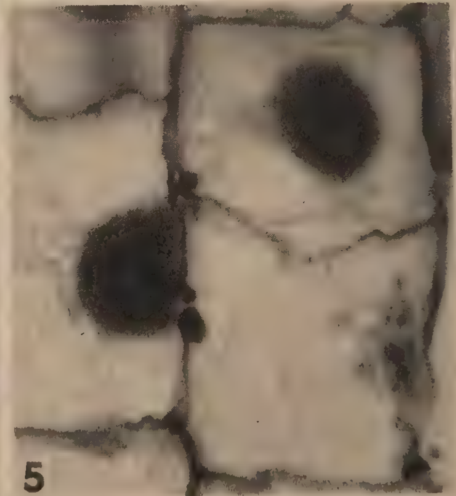
Fig. 5. Fragments of one nucleus displaced to two cells


1


3


4


2


5

Tablica IV

Fragment skrawków mikrotomowych zgniecionego korzenia *Allium cepa*. Fot. 1—5 utrwalane w CrAF, barwione: fiolet gencjanowy i zieleń jasna

Fot. 1 i 2. Do jednej komórki przeciśnięte zostały części jąder z dwu różnych komórek. Jąderka nie ulegają przemieszczeniu

Fot. 3. Jamki w ścianie komórkowej w przekroju optycznym

Fot. 4 i 5. Deformacje struktury jądra podlegającego cytomiksji. Jednorodna struktura części przeciśniętych

Fot. 6. Jak wyżej. Reakcja Feulgena

Plate IV

Microtome sections fragments of crushed root of *Allium cepa*. CrAF, gentian violet, and light green

Fig. 1 and 2. Fragments of nuclei from two cells displaced to one cell. The nucleoli are not displaced

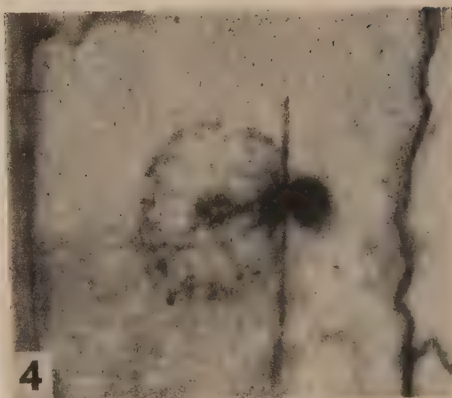
Fig. 3. Optical section of pits in cell-wall

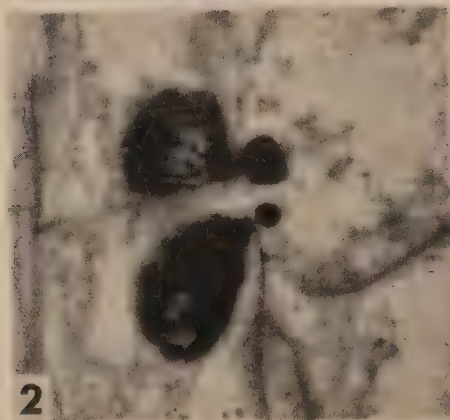
Fig. 4 and 5. Structural deformation of a nucleus undergoing cytomixy. Note the homogeneous structure of that part of the nucleus which penetrated the neighbouring cell

Fig. 6. As above. Feulgen reaction

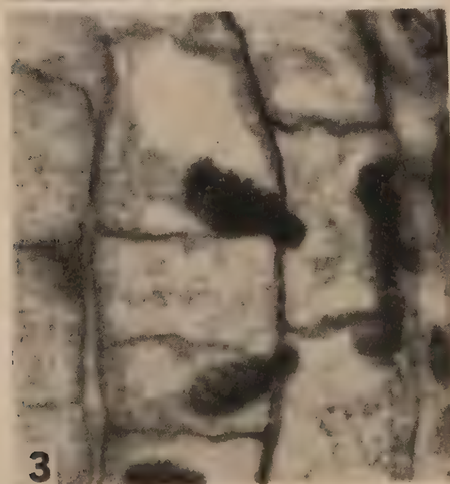
TABLICA IV — PLATE IV

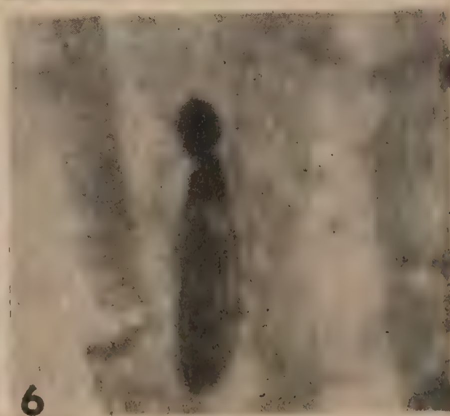












T a b l i c a V

Fragmenty skrawków mikrotomowych zgniecionego korzenia *Allium cepa*. CrAF, fiolet gencjanowy i zieleń jasna

Fot 1 i 2. Zniekształcenia struktury jąder ulegających cytomiksji

Fot. 3 i 4. Skrawek z korzenia splazmolizowanego po zgnieceniu. Komórki oddające lub przyjmujące chromatynę są niesplazmolizowane

P l a t e V

Microtome sections fragments of crushed root of *Allium cepa*. CrAF, gentian violet, and light green

Fig. 1 and 2. Deformed structures of nuclei nudergoing cytomixis

Fig. 3 and 4. Section of a root plasmolysed after crushing. Cells giving up or accepting chromatin are not plasmolysed


1


2


3


4

Tablica VI

Fragmenty skrawków mikrotomowych zgniecionego korzenia *Allium cepa*. CrAF, fiolet gencjanowy i zieleń jasna

Fot. 1. Przemieszczanie chromosomów w profazie (u góry), prometafazie (u dołu)

Fot. 2. Przemieszczanie chromosomów w anafazie

Fot. 3 i 4. Przemieszczanie chromosomów w telofazie. Fragmoplast nie został zniekształcony

Fot. 5. Przemieszczanie chromosomów w późnej telofazie

Plate VI

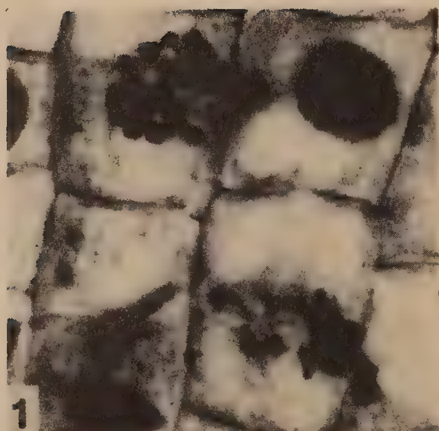
Microtome sections fragments of crushed root of *Allium cepa*. CrAF, gentian violet, and light green

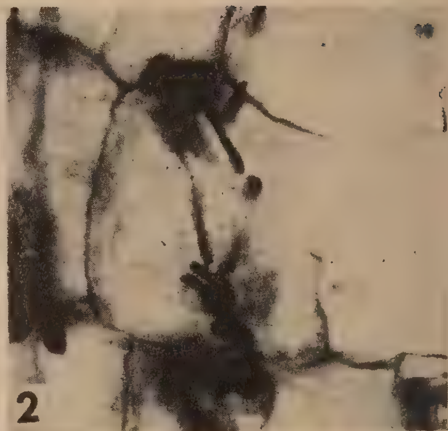
Fig. 1. Displacement of chromosomes at prophase (above) and at prometaphase (below)

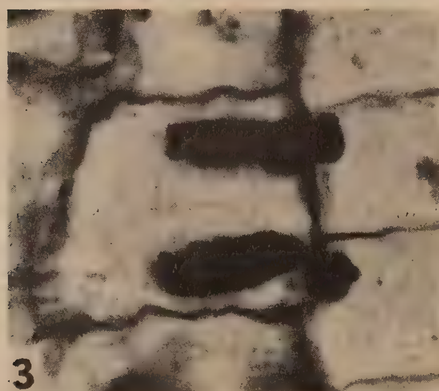
Fig. 2. Displacement of chromosomes at anaphase

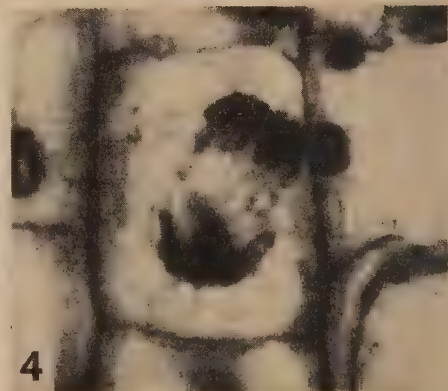
Fig. 3 and 4. Displacement of chromosomes at telophase. The phragmoplast is not deformed

Fig. 5. Displacement of chromosomes in late telephase


1


2


3


4


5

ACTA SOCIETATIS
BOTANICORUM POLONIAE
Vol. XXIX — Nr 1
1960

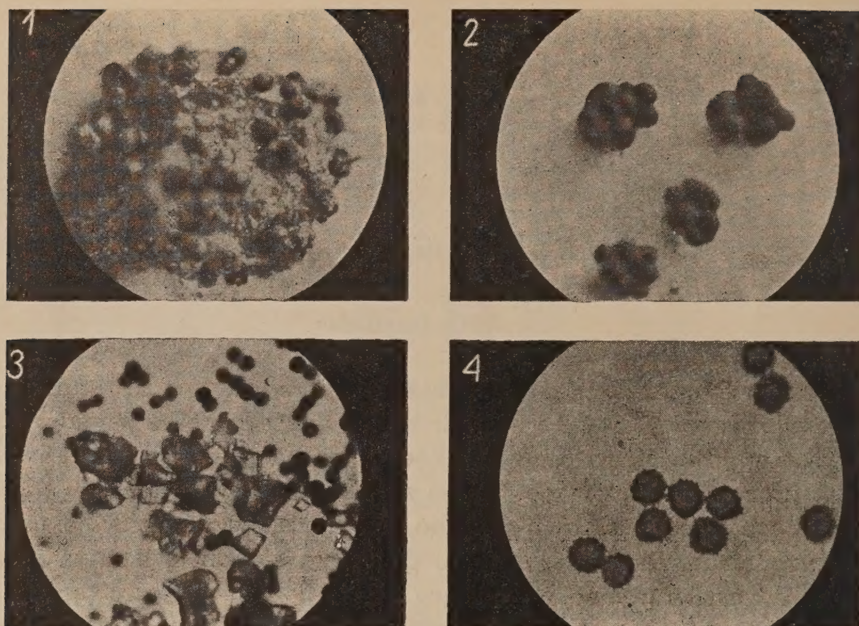
Didymium nigrum n. sp.

H. KRZEMIENIEWSKA

Zarodnie śluzowca *Didymium nigrum* n. sp. są kuliste albo jajowate, o średnicy 0,4—0,5 mm, siedzące lub osadzone na bardzo niskich, białych trzonkach, są rozproszone pojedynczo na podłożu bądź też występują w drobnych skupieniach. Ściana zarodni jest błonką bardzo delikatną, prawie bezbarwną, o słabym połysku, iryzująca, widoczną tylko na młodych zarodniach. Bardzo szybko po dojrzeniu zarodni ściana ta rozpada się na drobne, nieforemne, odpadające płatki, pozostawiając nagą, matowoczarną masę zarodników. Włośni nie ma. Podsada biała, maczugowata, cylindryczna albo niezupełnie foremna, posiada szczególną budowę. Składają się na nią niekształtne grudki i romboidalne kryształy wapna o różnych rozmiarach: 13—66×12—80μ. Czasem część wapna połączona z podsadą znajduje się poza zarodnią tworząc trzonek, który — podobnie jak podsada — pokryty jest bezbarwną błonką, delikatniejszą niż ściana zarodni, widoczną dopiero po zabarwieniu fuksyną. Leżni nie ma. Zarodniki 15—15,5μ średnicy, brunatne, pokryte czarnymi kolcami o 0,8—1,0μ, rzadziej do 1,5μ, długości. Dzięki długim kolcom, zarodniki po odpadnięciu ściany zarodni nie rozpraszają się i przez dłuższy czas tworzą zwartą masę. Śluźnia żółta.

Diagnosis: Sporangia nigra, globosis vel ovata, 0,4—0,5 mm diam. sessilibus raro autem in humilibus stipitibus albis. Peridium membranae pallida aliquantillum scintillans et iridescens. Columella alba, clavata vel cylindrica constituta est calcariis particulis et romboidalis cristalli. Capillitium nullo. Sporae gobosae, fuscae 14—15,5μ diam., spinosae. Spinae niger, longae 0,8—1,0 μ, rare 1,5 μ. Plasmodium luteum.

Śluzowiec ten wyrósł na kulturze założonej w pierwszych dniach maja, na ściółce z lasu liściastego (Swojec k. Wrocławia) z wyjałowionymi odchodami królika. W czerwcu pojawiła się na dnie szalki duża, żółta śluźnia, która po kilku dniach owocowała dając setki zarodni jasnożółtych, zmieniających się z czasem w coraz ciemniejsze, żółtobrunatne, brunatne, czarno lśniące, a w końcu pokryte ścianą lekko iryzującą ze słabym metalicznym połyskiem.



Ryc. 1. *Didymium nigrum* n. sp. *1* — Zarodnie na grudce ziemi (× 7); *2* — Zarodnie na bibule (× 7); *3* — Grudki i kryształy wapna z podsady (× 70); *4* — Zarodniki (× 300)

1 — Sporangia on soil particle; *2* — Sporangia on the filter paper; *3* — Nodules and lime crystals from columella; *4* — Spores

Zazwyczaj śluzowce, pojawiające się w kulturach podobnie zestawianych, owocowały na odchodach królika albo bezpośrednio w ich otoczeniu, natomiast śluźnia *Didymium nigrum* zachowywała się inaczej, trzymała się bibuły na dnie szalki, następnie owocowała na niej i na grudkach ziemi, wyraźnie omijając kawałki odchodów. Na grudkach ziemi zarodnie były rozrzucone pojedynczo, zaś na bibule na dnie szalki tworzyły drobne skupienia liczące kilka, do kilkunastu zarodni.

Część śluźni, przeniesiona z kultury pierwotnej na płytkę agarową z wyciągiem ziemniaka i glukozą, wędrowała po niej przez kilka dni niszcząc kolonie bakteryj i żłobiąc wyraźnie agar, następnie owocowała, lecz tylko nieliczne zarodnie w bezpośrednim sąsiedztwie ściany szalki były wykształcone normalnie. W głębi szalki, ku jej środkowi, zarodnie były płaskie, pokryte i otoczone grudkami krystalicznego wapna, a także jego drobnymi, kulistymi ziarenkami. Podsad nie posiadały. Różne rozmiary zarodników o ścianach grubych i gładkich wskazywały, że w tych warunkach rozwój nie przebiegał normalnie.

W śluźni węglan wapnia występował w postaci drobnych ziarenek, zmiana jego formy następowała we wczesnym stadium tworzenia zarodni, gdyż już w zarodniach jasnobrunatnych podsada była uformowana.

Próby hodowli nie powiodły się. Zarodniki trzymane zarówno w wodzie wodociągowej, jak i na płytkach agarowych z pożywką nie kiełkowały. Zarodniki nieco pęczniały, część ich pękała, można było przez lekki ucisk wydostać z nich kuliste, bezbarwne komórki pokryte błoną o podwójnym konturze, która pod wpływem kwasu siarkowego i płynu Lugola barwiła się na niebiesko. Także i zewnętrzna brunatna ściana przyjmuje w tych warunkach odcień niebieskofioletowy. Zarodniki zatem posiadają dwie błony, w skład których wchodzi błonnik.

Obecność węglanu wapnia wskazuje, że wyhodowany śluzowiec należy do rzędu *Physarales*, a forma, w jakiej w nim on występuje, pozwala zaliczyć go do rodzaju *Didymium*.

Pracownia Systematyki Śluzowców
Instytutu Botaniki PAN
we Wrocławiu

(Wpłynęło dn. 7.10.1959 r.)

SUMMARY

In the first day od June on the culture of forest litter and sterilized rabbit dung appeared a large yellow plasmodium on the bottom of the plate. The fruiting plasmodium formed hundereds of sporangium scattered singly on small soil particles and in small clusters on the bottom of the plate on filter-paper disc.

Sporangia globose or ovoid, weakly shining, iridescent 0.4—0.5 mm in diameter, sessile rarely attached to very short, white stalk. Sporangium-wall delicately membranous nearly colourless falling away in small fragments and leaving bare dull black mass of spores. Columella white, clavate, cylindrical or little irregular shows on unsual structure. It is formed by nodules and large rhomboidal lime crystals, 13—66 × 12—80 μ. Sometimes a part of small lime nodules is found besides the sporangium and forms a kind of short stalk. Columella and stalk covered with thin, colouress membrane, visible only after staining e.g., with fuchsine. No capillitium. Spores brown, globose, 14—15.5 μ diam., covered with black spines 8.0—1.0 μ rarely 1.5 μ long. Latin dingnosis in Polish text.

The presence of lime allow for including this myxomycete to the order *Physarales*. Taking into consideration the form of lime structures it may be put into genus *Didymium*.